

# ANNALES

DES

# SCIENCES NATURELLES

*HUITIÈME SÉRIE*

---

# BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ.

# ANNALES

DES

# SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

# BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM





TOME XIX

PARIS
MASSON ET C^ie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1904

80e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE. T. XIX. N° 1.

# ANNALES

DES

# SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

# BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XIX. — N° 1.

[Ce cahier commence l'abonnement aux tomes XIX et XX.]

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
**120, Boulevard Saint-Germain**

1904

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en avril 1904.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

*Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles*

HUITIÈME SÉRIE

## BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XVIII sont complets.

## ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XVIII sont complets.

*Prix de l'abonnement à 2 volumes :*

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

## ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .......... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

### Prix des collections.

| | | |
|---|---|---|
| PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol. | | (*Rare*) |
| DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| TROISIÈME SÉRIE (1844-1853). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| CINQUIÈME SÉRIE (1864-1874). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| SIXIÈME SÉRIE (1875 à 1884). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894). | Chaque partie 20 vol. | 300 fr. |
| GÉOLOGIE, 22 volumes. . . . . . . . . . . . . . . . . . . | | 330 fr. |

SUR LES

# LUXEMBOURGIACÉES

Par PH. VAN TIEGHEM.

---

Dans un travail précédent, j'ai montré que le genre Luxembourgie (*Luxembourgia* A. de Saint-Hilaire) doit être exclu de la famille des Ochnacées, à laquelle il a été incorporé par Planchon en 1846 et depuis par tous les botanistes, pour devenir le type d'une famille autonome, les Luxembourgiacées, famille qui appartient à l'ordre des Perpariétées bitegminées, tandis que les Ochnacées font partie de l'ordre des Transpariétées bitegminées (1). Après avoir fait de la famille des Ochnacées, ramenée à ses justes limites, une étude approfondie dont les résultats ont été réunis et publiés dans plusieurs mémoires successifs (2), il m'a paru nécessaire de reprendre d'abord le genre Luxembourgie, puis un à un tous les genres qui lui ont été plus ou moins intimement rattachés, de manière à fixer avec précision les caractères, la composition et les limites de la famille nouvelle des Luxembourgiacées.

C'est cette étude qui fait l'objet du présent travail. Elle

(1) Ph. van Tieghem, *Sur le genre Lophire considéré comme type d'une famille distincte, les Lophiracées* (Journ. de Bot., XV, p. 190, 1901).

(2) Ph. van Tieghem, *Sur les Ochnacées* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Bot., XVI, p. 261, 1902); *Nouvelles observations sur les Ochnacées* (*Ibid.*, XVIII, p. 1, 1903); *Liste des Ochnacées de Madagascar* (Bull. du Muséum, IX, p. 240, 1903); *Sur la germination des Ochnacées* (Bull. du Muséum, IX, p. 286, 1903).

n'a pu être exécutée que sur les échantillons secs de l'Herbier, car toutes ces plantes croissent en Amérique tropicale et aucune d'elles n'est cultivée jusqu'à présent dans les serres d'Europe. De là beaucoup de difficultés et aussi quelques lacunes. La structure de la racine et la germination de la graine, par exemple, y demeurent également inconnues.

## 1. Genre **Luxembourgie**.

Presque en même temps, deux éminents botanistes, A. de Saint-Hilaire et Ph. de Martius, ont, chacun de son côté, découvert au Brésil un genre de Dicotylédones dialypétales superovariées, remarquable entre tous par la singulière conformation de son androcée. Les étamines, qui sont nombreuses, à anthère très longue et presque sessile, s'ouvrant par deux pores au sommet, sont toutes situées du côté postérieur de la fleur, qui devient par là zygomorphe, et sont soudées dans toute leur longueur en une masse ordinairement reployée en avant en forme de gouttière, qui loge le pistil dans sa concavité. Le premier de ces deux botanistes l'a publié d'abord, en 1823, et l'a dédié au duc de Luxembourg, alors ambassadeur de France à Rio-de-Janeiro, sous le nom de Luxembourgie (*Luxembourgia*) (1). Le second l'a décrit bientôt après, en 1824, et l'a nommé, à cause du reploiement de la masse staminale, Plectanthère (*Plectanthera*) (2). C'est nécessairement le premier de ces deux noms qui a dû prévaloir.

A. de Saint-Hilaire a fait connaître successivement quatre espèces de son genre Luxembourgie, savoir : L. octandre (*L. octandra*), L. polyandre (*L. polyandra*), L. à corymbe (*L. corymbosa*), L. belle (*L. speciosa*). Les deux premières ont été caractérisées très brièvement dans son premier

(1) A. de Saint-Hilaire, *Aperçu d'un voyage dans l'intérieur du Brésil* (Mémoires du Muséum, IX, p. 352, 1823).

(2) Martius et Zuccarini, *Nova genera et species plant.*, I, p. 39, pl. XXVI, 1824.

ouvrage, en 1823. L'année suivante, il a décrit en détail la première, sans la figurer, et les deux dernières, avec une planche pour chacune d'elles (1), en promettant de donner plus tard de la seconde une description détaillée (2). Cette promesse n'a pas été tenue dans son ouvrage de 1829 (3), ni plus tard, et aujourd'hui encore on est réduit, pour cette très remarquable espèce, à la courte et insuffisante diagnose de 1823.

Ph. de Martius a publié deux espèces de son genre Plectanthère, savoir : la P. floribonde (*P. floribunda*), qu'il a décrite en détail et figurée (4) et qui s'est trouvée identique à la Luxembourgie octandre de Saint-Hilaire, et la P. ciliée (*P. ciliosa*), dont il n'a pas observé les fleurs, qu'il n'a pas figurée et pour laquelle il s'est borné à une très courte diagnose, suffisante pour en justifier la dénomination spécifique : les dents de la feuille y sont, en effet, plus grêles, plus longues et simulent des cils (5).

Plus tard, en 1846, Planchon a décrit la L. angustifoliée (*L. angustifolia*) (6). Plus tard encore, en 1876, M. Engler a publié et figuré la L. noble (*L. nobilis*), distinguée déjà sous ce nom par Eichler (7). Enfin M. Taubert a fait connaître, en 1893, la L. de Schwacke (*L. Schwackeana*). Cela porte à huit le nombre des espèces actuellement connues de ce genre, toutes originaires du Brésil central (8).

(1) A. de Saint-Hilaire, *Histoire des plantes les plus remarquables du Brésil et du Paraguay*, I, p. 331, pl. XXIX et XXX, 1824.

(2) *Loc. cit.*, p. 336, en note.

(3) A. de Saint-Hilaire, *Flora Brasiliæ meridionalis*, II, p. 158, 1829.

(4) *Loc. cit.*, p. 40, pl. XXVI.

(5) *Loc. cit.*, p. 41, 1824.

(6) Planchon, *London Journal of Botany*, 2e série, V, p. 596, 1846.

(7) Engler, *Flora brasiliensis*, XII, 2, p. 360, 1876.

(8) C'est à tort que l'*Index Kewensis* a donné, en 1895, le *L. corymbosa* comme identique au *L. polyandra* (III, p. 127) ; ces deux espèces, toutes deux de A. de Saint-Hilaire, sont, en effet, profondément distinctes. C'est par erreur aussi que le même ouvrage a identifié le *Plectanthera ciliosa* de Martius avec le *L. polyandra* de Saint-Hilaire et le *P. floribunda* de Martius avec le *L. speciosa* de Saint-Hilaire (III, p. 559). La première, tout en ressemblant au *L. polyandra* par ses feuilles longuement pétiolées, en est pourtant bien distincte, comme A. de Saint-Hilaire l'a remarqué dès l'ori-

A ces huit espèces, je puis tout d'abord en ajouter deux nouvelles.

La première est voisine à la fois de la L. octandre et de la L. noble, et intermédiaire entre les deux. Elle est représentée dans l'Herbier du Muséum par deux échantillons récoltés au Brésil, province de Minas Geraes, l'un par Gaudichaud en 1833 (n° 98), l'autre par de Pissis en 1842 (n° 25). Par la grande longueur de la grappe terminale, elle ressemble à la L. octandre, à laquelle elle est identifiée à tort dans notre Herbier; mais elle en diffère nettement par des feuilles un peu plus grandes; par des pédicelles plus longs et articulés, non pas très près de la base, mais à plus de 5 millimètres au-dessus de l'insertion; par des fleurs plus grandes, dont le calice a ses deux sépales externes, plus petits et triangulaires, ciliés sur les deux bords, tandis que le moyen n'est cilié que sur son bord recouvrant et que les deux internes, plus grands et ovales, ne le sont pas du tout, et dont l'androcée compte un nombre d'étamines supérieur à 12; enfin par des fruits plus volumineux. D'autre part, elle diffère de la L. noble, notamment par la plus grande longueur de la grappe et par la conformation du calice. Ce sera la L. de Gaudichaud (*L. Gaudichaudi* v. T.). C'est à cette espèce plutôt qu'à la L. octandre qu'il convient de rapporter aussi les échantillons récoltés par Riedel en 1839 au mont Itacolumi (n° 42).

La seconde est confondue jusqu'ici avec la L. belle. Les trois échantillons récoltés par A. de Saint-Hilaire dans les montagnes près de Milho verde (district des Diamants), et rapportés par lui à sa L. belle, sont, en effet, de deux sortes. Il y en a deux, l'un en fleurs, l'autre en fruits, qui correspondent exactement à la description et à la figure données par l'auteur et qui représentent bien son espèce. Le troisième,

gine d'après la courte description de Martius (*loc. cit.*, p. 336, 1824) et comme j'ai pu m'en assurer moi-même par la comparaison des exemplaires originaux; c'est donc la *L. ciliosa* (Martius) A. de Saint-Hilaire. La seconde a été identifiée par A. de Saint-Hilaire non avec son *L. speciosa*, mais avec son *L. octandra* (*loc. cit.*, p. 337). Il y a donc là trois fautes à corriger.

seulement en fleurs, malgré une certaine similitude d'aspect, en est bien différent. Les feuilles y sont plus grandes, mesurant 7 centimètres de long sur 2 centimètres de large, au lieu de 4 centimètres sur 1 centimètre, moins épaisses, arrondies et non atténuées à l'extrémité ; mais surtout les nervures latérales et le réseau qui les sépare sont fortement saillants sur les deux faces, tandis que dans la L. belle les nervures latérales sont à peine visibles et le réseau pas du tout ; en outre, les stipules sont simples et non divisées dès la base en segments ciliés. La grappe terminale y est très longue, mesurant 15 centimètres, et entourée par quatre ou cinq rameaux feuillés aussi longs qu'elle, axillaires des feuilles supérieures de la pousse fleurie. Les fleurs sont beaucoup plus petites, à pédicelle articulé à 3 millimètres de la base, à boutons minces et pointus. Les sépales sont étroits, égaux, tous finement ciliés tout le long des deux bords. Les pétales étroits ne mesurent que 8 millimètres sur 3 millimètres, au lieu de 15 millimètres sur 10 millimètres. Les étamines sont en petit nombre, huit ou neuf, sur deux arcs. Par tous ces caractères, la plante se montre une espèce bien distincte de la L. belle. C'est de la L. octandre qu'elle se rapproche le plus, tout en en différant nettement. Je la nommerai L. entourée (*L. circumdata* v. T.).

Ces deux additions porteraient à dix le nombre des Luxembourgies actuellement connues, si trois d'entre elles ne devaient être tout d'abord exclues de ce genre. Ce sont la L. de Schwacke, la L. polyandre et la L. ciliée, qui doivent, ainsi qu'on le verra plus loin, être regardées chacune comme le type d'un genre distinct. Il ne reste donc que sept véritables Luxembourgies, que j'ai pu étudier toutes sur les échantillons originaux.

Ce sont d'élégants arbustes glabres, à rameaux côtelés, couverts de lenticelles, à feuilles ordinairement persistantes, isolées suivant 2/5, simples et stipulées, à stipules persistantes, à limbe sessile, coriace, luisant, ovale, atténué à la base plus fortement qu'au sommet, penninerve à nervures

latérales parallèles et très rapprochées, plus saillantes en haut qu'en bas; le sommet se prolonge en une pointe fine, plus ou moins longue, et le bord est denté en scie, chaque dent très étroite, recourbée vers le haut, se terminant par un renflement glanduleux.

Décrivons sommairement d'abord la structure de la tige et de la feuille, puis l'organisation de la fleur, du fruit et de la graine, en prenant pour type la L. octandre, qui est l'espèce primitive et aussi la plus répandue.

1. *Structure de la tige et de la feuille.* — Sous l'épiderme glabre et fortement cutinisé, l'écorce est mince et sclérifie plus tard certaines de ses cellules, isolées ou par petits groupes; l'endoderme n'y est pas nettement différencié. Elle renferme, suivant la hauteur de la coupe transversale dans l'entre-nœud, quatre ou six méristèles, destinées aux deux ou trois feuilles prochaines, munies chacune d'un arc fibreux péridesmique sur la face externe et sur les flancs.

La stèle a dans son péricycle de nombreux arcs fibreux très rapprochés, mais séparés par quelques cellules de parenchyme, les uns plus larges, les autres plus étroits, réduits à quelques fibres, parfois même à une seule. Le liber, primaire et secondaire, est d'abord tout entier mou; mais plus tard il sclérifie fortement certaines de ses cellules, isolées ou groupées, notamment dans les rayons. Le bois, primaire et secondaire, est normal, avec rayons uni- ou bisériés. La moelle lignifie les membranes de ses cellules.

Le périderme se développe de bonne heure dans l'exoderme, en exfoliant l'épiderme. Le liège est formé de cellules très plates à membranes faiblement épaissies. Le phelloderme, moins développé, compte seulement cinq assises, lorsque le liège en a déjà plus de trente; çà et là, il sclérifie plus tard quelqu'une de ses cellules internes. De bonne heure aussi, le périderme offre de nombreuses lenticelles, tout d'abord cachées et recouvertes par l'épiderme, bientôt

saillantes, allongées en boutonnières blanchâtres et très rapprochées.

A de très légères différences près, les autres espèces offrent dans leur tige la même structure que la L. octandre. Dans la L. belle et la L. noble, outre les cellules scléreuses, l'écorce renferme des cellules à cristaux, isolés ou mâclés, que l'on rencontre aussi dans la moelle. La L. à corymbe, au contraire, n'a dans l'écorce ni cellules scléreuses, ni cellules cristalligènes.

Munie de stipules très étroites, raides, pointues et persistantes, la feuille de la L. octandre, qui est persistante, prend à la stèle de la tige trois méristèles. Les deux latérales ont quitté la stèle plus bas et cheminé dans l'écorce, dans toute la longueur des deux entre-nœuds sous-jacents et dans une partie de la longueur du troisième, comme il a été dit plus haut ; la médiane s'en échappe au nœud même. Reployées en anneau et disposées côte à côte à la base rétrécie de la feuille, qui est sessile, ces trois méristèles ne tardent pas à s'ouvrir et à se souder bord à bord en une courbe fermée, convexe en bas, plane en haut. Fibreux tout autour, le péridesme est prolongé en dedans, entre les faisceaux libériens, par la sclérose des rayons, qui le réunit au bois. Cette disposition se conserve ensuite tout le long de la nervure médiane.

Dans le limbe, l'épiderme, dépourvu de stomates sur la face supérieure, est formé de grandes cellules à membrane gélifiée sur la face interne. L'écorce est fortement palissadique sur deux rangs en haut. Situées dans la couche lacuneuse inférieure, les méristèles latérales ont leurs deux arcs fibreux reliés par une lame scléreuse aux deux épidermes ; en un mot, elles sont complètement cloisonnantes. La lame fibreuse supérieure est naturellement plus haute et l'inférieure plus courte.

La conformation et la structure de la feuille demeurent essentiellement les mêmes dans les autres espèces. Toujours sessile, elle est ordinairement persistante, rarement caduque

(L. à corymbe); toujours persistantes, les stipules sont le plus souvent entières, comme dans L. octandre (L. à corymbe, noble, angustifoliée, de Gaudichaud, entourée), parfois divisées dès la base en segments ciliés (L. belle). Les différences de structure, très légères, portent sur l'épiderme et sur la partie de l'écorce située au-dessus et au-dessous des méristèles latérales. L'épiderme est plus ou moins gélifié ; il l'est le plus fortement, avec grandes cellules plongeantes, dans la L. angustifoliée. Parfois sclérifiée au-dessus et au-dessous des méristèles latérales, qui sont alors cloisonnantes, comme dans L. octandre (L. de Gaudichaud, entourée, noble, belle), l'écorce y demeure quelquefois parenchymateuse et les méristèles sont séparées de l'épiderme par une ou deux assises de cellules vivantes ; quand il y en a deux, la plus interne renferme parfois, mais en haut seulement, dans chaque cellule une mâcle sphérique d'oxalate de calcium et se différencie de la sorte en une bande de cristarque endodermique (L. à corymbe, L. angustifoliée).

2. *Fleur, fruit et graine.* — Chez toutes les Luxembourgies, l'inflorescence est une grappe simple terminale. A sa base, la dernière feuille ou les deux ou trois dernières feuilles produisent un bourgeon axillaire, qui plus tard continue dans une, deux ou trois directions obliques, la végétation sympodique de la tige. Dans la L. entourée, ces rameaux feuillés se développent en même temps que la grappe terminale, qu'ils entourent et cachent en partie : d'où le nom spécifique.

Dans la L. octandre, en particulier, que l'on prend pour type, la grappe est très longue, multiflore et spiciforme. Les bractées mères, ciliées sur les bords et caduques, sont munies de deux stipules plus étroites, également ciliées et caduques. A une petite distance de la base, chaque pédicelle porte deux bractées étroites et ciliées, qui sont les deux stipules d'une bractée unique dont le limbe a avorté, et au-dessus desquelles il est articulé. Après sa chute, il ne laisse donc qu'un court moignon adhérer au pédoncule.

Le calice a cinq sépales libres à bords ciliés, en préfloraison quinconciale et caducs. La corolle a cinq pétales alternes, libres, à préfloraison imbriquée (1), jaunes et caducs. L'androcée est formé typiquement de nombreuses étamines libres, issues de ramification ; il est méristémone. Mais les étamines antérieures avortent toutes complètement ; les postérieures, en nombre variable de 7 à 15 (2), disposées sur deux rangs, se développent seules et forment, en se pressant et s'accolant les unes aux autres, une masse compacte, reployée en avant en forme de gouttière, qui loge le pistil dans sa concavité. L'androcée, et par lui la fleur tout entière, est donc fortement zygomorphe. Chaque étamine a un filet très court et une longue anthère à quatre sacs, s'ouvrant par deux pores au sommet. Les grains de pollen sont ellipsoïdes à trois plis et à trois pores. Après la chute des anthères, l'ensemble des courts filets persistants forme en arrière, au-dessous de la base de l'ovaire, une forte protubérance.

Le pistil se compose de trois carpelles, dont un postérieur, concrescents en un ovaire surmonté d'un style unique à sommet indivis et à peine renflé. Les carpelles rapprochent en dedans leurs bords concrescents, sans toutefois se fermer complètement ; les trois cloisons en forme de T ainsi formées, bien que très rapprochées au centre, y demeurent donc libres. Chaque bord réfléchi vers l'extérieur porte côte à côte plusieurs rangées d'ovules, dont la placentation doit être dite axile, plutôt que pariétale. L'ovule est anatrope, composé d'un nucelle à surface cutinisée,

(1) Dans la L. noble, M. Engler a figuré en 1874 la corolle en préfloraison quinconciale (*Nova acta*, XXVII, 2, pl. XII, fig. 7), après avoir dit (p. 8) que dans toutes les Ochnacées, parmi lesquelles il classe le genre Luxembourgie, la préfloraison de la corolle est tordue.

(2) Comme l'a remarqué déjà l'auteur même de l'espèce, A. de Saint-Hilaire, le nom d'*octandra*, résultat d'une première observation, est donc bien mal choisi ; il est nécessaire cependant de le conserver (*Histoire des plantes du Brésil*, p. 336, 1824). Sur la première fleur analysée, l'auteur n'ayant compté que sept étamines, a tout d'abord nommé l'espèce *heptandra*, nom écrit de sa main sur les étiquettes de ses échantillons dans l'Herbier du Muséum.

persistant jusqu'au moment de la formation de l'œuf, et de deux téguments, dont l'externe dépasse l'interne au sommet. En un mot, il est perpariété, bitegminé et dipore. Le tégument externe n'a que deux assises, l'extérieure formée de grandes cellules, l'intérieure de cellules plus petites. L'interne a trois assises, l'intérieure formée de grandes cellules, les deux extérieures de cellules plus petites.

Muni à sa base d'une protubérance postérieure due à la persistance des courts filets staminaux, comme il a été dit plus haut, et surmonté par le style persistant, le fruit a un péricarpe sec composé de deux couches : l'externe brune et molle, formée de cellules à parois minces, contenant les méristèles dorsales des trois carpelles ; l'interne blanche et dure, formée de cellules à membrane très épaisse et lignifiée, allongées transversalement le long de la paroi externe, longitudinalement le long des cloisons. Dans chacune de celles-ci, les deux couches scléreuses sont séparées au milieu de l'épaisseur par une couche de cellules brunes à parois minces, et elles cessent toutes les deux à l'endroit où les deux bords carpellaires se séparent en forme de T pour porter les graines. Les trois noyaux scléreux sont donc incomplets.

Ainsi constitué, le péricarpe s'ouvre à la maturité de haut en bas, à commencer par le style qui se sépare en trois ; la déhiscence s'opère par la destruction de la bande de cellules molles qui occupe le milieu de chaque cloison, destruction qui contourne les bords libres des deux lames scléreuses et détache ainsi la lame interne du T qui porte les graines. En un mot, le fruit est une capsule drupacée, à la fois septicide et septifrage. Une fois ouverte, cette capsule offre trois valves stériles à bords recourbés en dedans en forme de nacelle, et trois lames alternes séminifères. Ce ne sont donc pas les valves elles-mêmes qui portent les graines sur leurs bords, comme l'ont affirmé d'abord A. de Saint-Hilaire et Ph. de Martius, et plus tard M. Engler.

La graine, petite, plate, ovale et bordée d'une aile mem-

braneuse, a deux minces téguments. L'externe est formé des deux assises primitives, l'extérieure à grandes cellules à parois minces et brunes, l'intérieure à petites cellules à membrane épaissie, lignifiée et blanche. L'interne n'a plus qu'une seule assise de cellules plates à paroi mince, remplies d'un contenu rouge foncé. L'embryon, dont la tigelle et les deux cotyles plan-convexes sont oléagineuses et aleuriques, sans trace d'amidon, est séparé du tégument par une couche d'albumen de même nature que lui. C'est donc avec raison que A. de Saint-Hilaire a décrit cet albumen comme charnu, contrairement à l'assertion de Ph. de Martius, qui l'avait dit farineux. L'embryon est incombant au raphé.

La même organisation de la fleur, du fruit et de la graine se retrouve dans les autres espèces. Ce qui varie, c'est la longueur de la grappe, parfois raccourcie en corymbe et pauciflore (L. à corymbe); c'est la hauteur d'insertion des bractées et d'articulation des pédicelles ; c'est la conformation du calice, dont les sépales, tantôt égaux, tantôt inégaux, sont diversement ciliés, parfois même dépourvus de cils (L. belle, angustifoliée); c'est le nombre des étamines composant le massif postérieur, rarement aussi réduit que dans la L. octandre (L. entourée), ordinairement plus grand, s'élevant par exemple à vingt-cinq et davantage dans la L. belle et disposées alors sur quatre ou cinq arcs concentriques ; c'est aussi la conformation externe de ce massif, d'ordinaire échancré en avant, mais quelquefois plan (L. à corymbe, angustifoliée) ; c'est enfin la dimension de la fleur et du fruit. Il n'y a pas lieu d'insister ici sur ces détails.

## 2. Genre **Périblépharide**.

Le genre Périblépharide (*Periblepharis* v. T.) a été établi et caractérisé en 1902 dans une courte Note (1), dont je

(1) Ph. van Tieghem, *Périblépharide, genre nouveau de Luxembourgiacées* (Journ. de Botan., XVI, p. 289, septembre 1902).

reproduis ici la substance en y ajoutant quelques détails de structure.

Sous le nom de *Luxembourgia Schwackeana*, Taubert a décrit, en 1893, une espèce nouvelle de Luxembourgie, découverte par M. Glaziou au Brésil, province de Minas Geraes (n[os] 18978 et 18979) (1). Grâce à l'obligeance de M. Glaziou, j'ai pu étudier cette remarquable et rare espèce, sur l'échantillon n° 18978, récolté à Biribiry, au Mocoto, dans le campo, près de Diamantina, le 28 mars 1892.

C'est un petit arbuste, à cette époque dépourvu de ses fleurs, qui sont encore inconnues, mais portant les fruits caractéristiques des Luxembourgiées. Les feuilles y sont isolées, disposées suivant la divergence 3/8, simples, sessiles, munies de stipules persistantes, divisées en segments sétacés, dont il y a deux ou trois du côté externe, un ou deux seulement du côté interne. Le limbe est ovale, coriace, luisant et pareil sur les deux faces, atténué à la base, arrondi et parfois émarginé au sommet, penninerve, à nervure médiane prolongée en une longue pointe ciliforme, à nervures latérales obliques et parallèles visibles sur les deux faces, à bord denté en scie, à dents recourbées vers le haut et glanduleuses au sommet.

Au milieu de sa longueur, sur son dos et dans le plan même de la feuille, chaque dent porte un cil long de 1 à 2 millimètres, dans lequel pénètre une petite branche de la méristèle qui se rend à la dent. La pointe terminale porte d'ordinaire deux cils, un de chaque côté. Çà et là, certaines dents portent chacune deux cils superposés, ou se montrent, au contraire, dépourvues de cils; mais il faut remarquer que les cils sont très friables et se détachent facilement à leur base.

Par la présence simultanée de dents et de cils au bord de la feuille, cette plante s'éloigne de toutes les Luxembourgies, qui n'ont que des dents, et auxquelles elle ressemble

(1) Taubert, *Plantæ Glazioviànæ novæ* (Bot. Jahrbücher für Systematik, XVII, p. 504, 1893).

par ses feuilles sessiles à stipules persistantes. Ce caractère la rapproche des Épiblépharides, dont il sera question plus loin.

Sous un épiderme glabre et lignifié, l'écorce de la tige renferme de nombreuses fibres isolées, à membrane très épaisse et contient des méristèles corticales à péridesme fibreux. Le péricycle a ses paquets fibreux séparés par du parenchyme ; le liber secondaire est tout entier mou ; la moelle est de bonne heure lignifiée. Le périderme s'y forme dans l'exoderme et porte de grosses lenticelles allongées en boutonnières, qui plus tard s'unissent en fentes longitudinales. Le liège conserve ses parois minces et il n'y a pas de phelloderme.

La feuille reçoit de la tige trois méristèles, dont la médiane s'échappe de la stèle au nœud même, tandis que les latérales cheminaient déjà dans l'écorce. A la base de la feuille, ces trois méristèles s'unissent en une courbe fermée, qui se prolonge dans toute la nervure médiane. L'épiderme, qui n'est pas gélifié, n'a de stomates que sur la face inférieure. L'écorce est palissadique sur deux rangs en haut, lacuneuse en bas. Situées dans la couche lacuneuse, les méristèles latérales projettent en haut et en bas leur bande fibreuse jusque contre l'épiderme; en un mot, elles sont tout à fait cloisonnantes.

Cette structure de tige et de feuille diffère en trois points de celle des Luxembourgies: par la présence de fibres isolées dans l'écorce de la tige, par l'absence de cellules scléreuses dans le liber secondaire de la tige, et par la non gélification de l'épiderme de la feuille.

La fleur de cette plante étant encore inconnue et son fruit étant semblable à celui des Luxembourgies, s'ouvrant comme lui en trois valves en nacelle stériles, avec trois lames alternes séminifères, on doit s'en tenir pour le moment aux différences que l'on vient de constater dans la forme et dans la structure de son corps végétatif. Elles suffisent néanmoins à montrer qu'il est nécessaire de retirer cette espèce du genre Luxembourgie et de la considérer

comme le type d'un genre nouveau, que j'ai nommé Périblépharide (*Periblepharis* v. T.) (1). Ce sera donc désormais la P. de Schwacke [*P. Schwackeana* (Taubert) v. T.].

Ainsi caractérisé, ce genre se montre très voisin des Luxembourgies, auxquelles il ressemble par ses feuilles sessiles à stipules persistantes et par son périderme exodermique.

### 3. Genre **Plectanthère**.

Comme il a été dit plus haut, Ph. de Martius a fait connaître en 1824, par une très courte diagnose, une plante récoltée au Brésil, dont il n'a pas observé les fleurs, mais que, vu la similitude du fruit, il a rattachée à son genre Plectanthère (*Plectanthera*), sous le nom de P. ciliée (*P. ciliosa*) (2). Ce nom générique ayant dû être remplacé par celui de Luxembourgie (*Luxembourgia*), la plante est devenue la L. ciliée [*L. ciliosa* (Martius) A. de Saint-Hilaire]. Elle ne paraît pas avoir été retrouvée depuis et, pour la connaître, on ne possède aujourd'hui, comme en 1824, que l'échantillon original sans fleurs de Martius, conservé dans l'Herbier de Munich, et la brève description que ce botaniste en a donnée. Par suite d'une confusion qui sera expliquée plus loin, la description complète et détaillée que M. Engler a tracée sous ce nom en 1876 a été faite, en effet, d'après une plante toute différente (3).

Grâce à l'obligeance de M. le professeur Radlkofer, j'ai pu étudier un fragment de l'échantillon type de Martius et je n'ai pas tardé à me convaincre, que, même en l'absence regrettable des fleurs, tant par la conformation externe que par la structure du corps végétatif, cette plante diffère trop des Luxembourgies pour pouvoir demeurer plus longtemps comprise dans ce genre. Il faut la considérer comme le type d'un genre distinct et, en conséquence, reprendre pour ce

(1) De περί, autour, et βλεφαρίς, cil.
(2) *Loc. cit.*, p. 40, 1824.
(3) Engler, *Flora brasiliensis*, XII, 2, p. 358, 1876.

genre le nom de Plectanthère, en la nommant, avec Martius, P. ciliée (*P. ciliosa* Martius).

La surface de la tige est luisante et dépourvue de ces lenticelles, si nombreuses dans les Luxembourgies et la Périblépharide. La feuille est très longuement pétiolée et munie de stipules très caduques, au lieu d'être sessile à stipules persistantes, comme dans ces deux genres. Cette caducité des stipules a fait croire à Martius que les feuilles en sont ici dépourvues. Il n'en existe plus, en effet, sur son échantillon, mais les étroites cicatrices en sont bien visibles de chaque côté de l'insertion du pétiole. Le pétiole est rouge, cylindrique, très grêle, très flexible et plus long que le limbe, qui est en conséquence très mobile et s'agite au moindre souffle de l'air. Le limbe est ovale, à nervure médiane rouge prolongée en une longue pointe, penninerve à nervures latérales prolongées aussi directement en longues pointes ciliformes, terminées par un renflement glanduleux dirigé vers le haut : d'où le nom spécifique. Ce sont les dents mêmes, et toutes les dents de la feuille des Luxembourgies, qui se sont ici allongées en cils. Le pétiole mesure 4 à 5 centimètres de long, le limbe $3^{cm},5$ à 4 centimètres de long sur $1^{cm},5$ à 2 centimètres de large, la pointe terminale 8 millimètres, les cils marginaux 3 millimètres.

Sous un épiderme fortement cutinisé, la tige a une écorce dépourvue de cellules scléreuses, mais renfermant beaucoup de cellules oxaligènes isolées, à cristaux ordinairement en mâcles sphériques, quelquefois solitaires et prismatiques ; on y voit, suivant le niveau considéré, quatre ou six méristèles, munies d'un arc fibreux externe. Les faisceaux fibreux péricycliques sont nombreux, petits et rapprochés, mais demeurent séparés par du parenchyme. Le liber, primaire et secondaire, est tout entier mou, sans cellules scléreuses. Le bois, primaire et secondaire, est normal. La moelle, faiblement lignifiée, contient quelques cellules à mâcles sphériques.

Le périderme se forme dans l'exoderme, avec un liège à

cellules très plates et à parois minces, dépourvu de lenticelles, et sans phelloderme.

La feuille prend à la tige trois méristèles, deux des corticales et une médiane détachée de la stèle au nœud même. Ces trois méristèles s'unissent à la base du pétiole en une courbe fermée circulaire, disposition qui se conserve dans toute la longueur du pétiole, qui est cylindrique et très grêle, de manière que la méristèle unique simule une stèle, avec son péricycle fibreux tout autour, ses rayons sclérifiés séparant les faisceaux libériens et sa moelle lignifiée. Cette méristèle tubuleuse compte d'ordinaire onze faisceaux libéroligneux, dont un, médian inférieur, est plus gros que les autres et suffit à déterminer le plan de symétrie de la feuille.

Dans le limbe, la méristèle annulaire du pétiole se prolonge dans la nervure médiane en s'amincissant progressivement. La lame a un épiderme sans gélification avec stomates seulement en bas, une écorce palissadique unisériée en haut et des méristèles latérales munies sur les deux faces d'un arc fibreux péridesmique. En bas, l'arc fibreux est séparé de l'épiderme par une seule assise de cellules à parois minces, en haut par deux assises, dont la plus interne renferme contre les fibres une mâcle sphérique dans chaque cellule.

C'est à cette seule espèce que se réduit, pour le moment, le genre Plectanthère. En attendant que la connaissance de la fleur permette d'en compléter les caractères, il est suffisamment défini par rapport aux deux genres précédents par les feuilles pétiolées à stipules caduques, et par rapport aux deux suivants par le périderme exodermique et par la structure du pétiole.

## 4. Genre **Épiblépharide**.

Le genre Épiblépharide (*Epiblepharis* v. T.) a été établi et caractérisé en 1901, dans une Note préliminaire (1), dont je reproduis ici la substance, en la complétant.

(1) Ph. van Tieghem, *Epiblépharide, genre nouveau de Luxembourgiacées* (Journ. de Bot., XV, p. 389, décembre 1901).

Gardner a découvert au Brésil, dans la province de Rio-de-Janeiro (serra dos Orgaos), en 1841, et publié, en 1843 (1), un arbuste (n° 5677) voisin des Luxembourgies, à en juger par la conformation semblable de l'androcée, plus voisin de la Plectanthère par ses feuilles pétiolées à stipules caduques, mais dont les feuilles offrent un caractère très singulier.

Sur la face supérieure, près du bord et en correspondance avec chaque dent, se dresse obliquement un cil terminé en pointe aiguë, dans lequel pénètre une petite branche de la méristèle qui se rend à la dent. Cette disposition, dont je ne connais pas jusqu'à présent d'autre exemple, a été bien comprise et exactement figurée par Gardner (2). Aussi doit-on s'étonner qu'il ait pu commettre la faute grave d'identifier sa plante avec la Plectanthère ciliée que Martius avait récoltée dans la province de Minas Geraes et de lui attribuer, en conséquence, le nom de Luxembourgie ciliée (*Luxembourgia ciliosa* (Martius) A. de Saint-Hilaire), identification et dénomination admises par tous les auteurs qui ont suivi, notamment par Planchon, en 1846 (3), et par M. Engler, en 1876 (4). Sans doute n'a-t-il pas cherché à étudier comparativement l'échantillon original de Martius; mais il aurait pu cependant de la courte description donnée par cet éminent botaniste conclure que cette plante n'offrait rien de semblable à ce qu'il venait de remarquer. Un observateur aussi perspicace que Martius n'eût pas manqué de signaler un pareil caractère.

(1) Gardner dans Hooker, *Icones plantarum*, VI, pl. DXVI, 1843.

(2) *Loc. cit.*, fig. 3.

(3) Planchon, *London Journal of Botany*, 2e série, V, p. 596, 1846.

(4) Engler, *Flora bras.*, XII, 2, p. 358, pl. LXXIII, 1876. — La description et la figure données ici par M. Engler sous le nom de *Luxembourgia ciliosa* s'appliquent donc à la plante de Gardner (n° 5677) et non à celle de Martius. Il est très singulier que l'auteur n'ait ni décrit ni figuré dans cette plante la présence simultanée des dents et des cils, signalée depuis longtemps par Gardner. Il est aussi très singulier qu'il en ait décrit et figuré les sépales comme ciliés sur les bords, tandis que Gardner les a décrits et figurés entiers, caractère que j'ai pu vérifier sur les exemplaires à ma disposition. L'origine de cette double erreur m'échappe entièrement.

Comme il a été dit plus haut, j'ai pu, par l'examen de la plante type de Martius, m'assurer que les feuilles y portent simplement des dents allongées en cils, d'où l'épithète spécifique *ciliée*, et non pas à la fois de courtes dents et de longs cils. Peut-être est-ce précisément cette épithète *ciliée* qui a trompé Gardner. Tandis que, dans l'esprit de Martius, elle ne se rapportait qu'aux dents de la feuille, plus longues et plus minces que d'ordinaire, il a pu croire qu'elle s'appliquait aux cils de la face supérieure, que Martius avait peut-être aperçus sans en parler dans sa description.

Quoi qu'il en soit de l'origine et de la cause de cette erreur, il fallait tout d'abord la constater et la corriger.

La plante de Gardner (n° 5677) avait été récoltée antérieurement, dès 1839, dans la même région par Guillemin (n° 885) ; elle y a été retrouvée récemment par M. Glaziou (n° 12531). En l'étudiant de plus près sur ces trois échantillons, je n'ai pas tardé à m'apercevoir que plusieurs caractères de structure viennent s'ajouter à la singulière conformation de la feuille pour la séparer des trois genres précédents, non seulement des Luxembourgies, mais encore de la Périblépharide, à laquelle elle ressemble par la coexistence de dents et de cils, et de la Plectanthère, à laquelle elle ressemble par ses feuilles pétiolées à stipules caduques. Dès lors, elle doit être considérée comme le type d'un genre distinct, que j'ai nommé Épiblépharide (*Epiblepharis* v. T.) (1), et l'espèce en question est devenue l'E. de Gardner (*E. Gardneri* v. T.). Le pétiole y mesure 4 à 5 centimètres de long et le limbe 5 centimètres de long sur $1^{cm},5$ à 2 centimètres de large. Les stipules, ciliées sur les bords et très caduques, mesurent 5 millimètres de long sur 1 millimètre de large. Le pédicelle floral a 3 centimètres de long, est articulé à plus de 1 centimètre de la base et légèrement renflé à l'articulation.

M. Glaziou a découvert en 1865 (n° 884) et en 1868

(1) De ἐπί, sur, et βλεφαρίς, cil.

(n° 2709), dans la province de Rio-de-Janeiro, un arbuste dont les feuilles, pétiolées aussi et à stipules caduques, offrent, comme la précédente, à la fois de courtes dents marginales et de longs cils dressés obliquement sur la face supérieure en rapport avec ces dents, qui appartient, par conséquent, au même genre. Les feuilles y sont plus étroites et moins longuement pétiolées que dans l'E. de Gardner; le pétiole n'y mesure que 3 centimètres de long, le limbe 4 à 5 centimètres de long sur 1 centimètre de large. C'est donc une espèce bien distincte, qu'on nommera Épiblépharide de Glaziou (*Epiblepharis Glazioviana* v. T.).

M. Engler, qui a étudié le premier, en 1876, ces deux échantillons de M. Glaziou, y a bien signalé et figuré la présence simultanée sur la feuille de dents et de cils, mais il a attaché à ce caractère si peu d'importance qu'il a considéré la plante comme une simple variété β *Glazioviana* du *Luxembourgia polyandra* (1).

Plus récemment, en 1882, M. Glaziou a récolté encore, dans la même province, un troisième arbuste (n° 8618) doué, comme les deux précédents, de cils dressés au bord supérieur du limbe foliaire, mais dont les feuilles sont beaucoup plus grandes. Le pétiole n'y mesure, il est vrai, que 3 centimètres de long, mais le limbe y atteint et parfois même dépasse 10 centimètres de long sur 3 à 4 centimètres de large. Ce sera l'Épiblépharide majeure (*Epiblepharis major* v. T.).

Le genre Épiblépharide comprend donc actuellement trois espèces, qui sont toutes des arbustes du Brésil. Pour l'étudier de plus près, nous prendrons pour type l'E. de Gardner, représenté dans notre Herbier par les échantillons de Guillemin, de Gardner et de Glaziou cités plus haut.

La tige a sa surface brune marquée de lenticelles allongées dont une, plus large que les autres, superposée à chaque feuille. Sous l'épiderme glabre et fortement cutinisé, l'écorce renferme quelques cellules scléreuses, isolées ou par petits

(1) Engler, *loc. cit.*, p. 359, pl. LXXIV, 1876.

groupes; on y voit des méristèles corticales, munies d'un mince arc fibreux externe. Les faisceaux fibreux péricycliques sont petits, nombreux et rapprochés, mais demeurent séparés. Le liber secondaire a, dans ses rayons, quelques cellules scléreuses. Le bois est normal. La moelle a ses membranes de bonne heure lignifiées, mais sans cellules scléreuses.

Malgré sa forte cutinisation, c'est l'épiderme qui produit le périderme, et non pas l'exoderme, comme dans les trois genres précédents. Le liège est formé de cellules très plates, à parois minces, et le phelloderme s'y réduit à deux assises.

La feuille reçoit de la tige trois méristèles, dont deux latérales déjà sorties dans l'écorce et une médiane échappée au nœud même. A la base, elles s'unissent en une seule méristèle annulaire, simulant une stèle, avec un péricycle fibreux tout autour, uni au bois par la sclérose des rayons, et une moelle sans faisceaux libéro ligneux, comme dans la Plectanthère ciliée, disposition qui se conserve dans toute la longueur du pétiole et qui se continue dans la nervure médiane en s'amincissant progressivement. Dans le limbe, l'épiderme n'a de stomates qu'en bas et gélifie la membrane de ses cellules sur la face interne. L'écorce est palissadique unisériée en haut et les méristèles latérales laissent, entre l'épiderme et leurs arcs fibreux supérieur et inférieur, deux assises cellulaires dont la plus interne, correspondant à l'endoderme, renferme contre les fibres, mais en haut seulement, une mâcle sphérique dans chaque cellule. En un mot, chaque nervure latérale porte, sur sa face supérieure, une bande de cristarque endodermique. Chaque cil de la face supérieure du limbe est formé, comme chaque dent du bord, par un épiderme fortement cutinisé, une mince couche corticale et une petite méristèle axile dont le fascicule libéro-ligneux est entouré par une gaine de péridesme fibreux.

Même structure de tige et de feuille dans l'E. de Glaziou et dans l'E. majeure, à cette différence près que la première espèce offre, dans l'écorce et la moelle de la tige, des cellules

à mâcles sphériques et la seconde des cellules à gros cristaux prismatiques solitaires.

L'inflorescence, la fleur, le fruit et la graine ont la même conformation essentielle que dans les trois genres précédents. Pourtant, le fruit offre un caractère différentiel qui mérite l'attention. La couche scléreuse du péricarpe s'y continue, en effet, en s'amincissant sur les bords libres des carpelles, c'est-à-dire sur les branches du T, jusqu'à l'insertion des graines. Après la déhiscence, celles-ci se montrent donc attachées sur les bords mêmes des valves en nacelle et non, comme chez les Luxembourgies et la Périblépharide, sur des pièces libres alternes avec les valves. Pour les autres détails, je renvoie le lecteur aux descriptions et aux planches publiées d'abord par Gardner en 1843 (1), puis par M. Engler en 1876 (2), et données par ces deux auteurs comme s'appliquant à la Plectanthère ciliée de Martius, tandis qu'elles ont été tracées, en réalité, d'après l'Épiblépharide de Gardner, ainsi qu'il a été dit plus haut. Il faut seulement relever, dans la description et les figures de M. Engler, deux inexactitudes relatives, l'une à la feuille, qui possède à la fois des dents et des cils, et non pas seulement des cils, l'autre au calice, dont les sépales ont tous le bord entier et non cilié au sommet. Quant à l'E. de Glaziou, elle a été également caractérisée brièvement et figurée par M. Engler (3), qui, tout en mentionnant ici la conformation si singulière du bord de la feuille, n'y a pas attaché d'importance et a considéré la plante comme une simple variété du *Luxembourgia polyandra*.

Ainsi caractérisé, le genre Épiblépharide diffère tout d'abord des Luxembourgies et de la Périblépharide par ses feuilles pétiolées à stipules caduques, ainsi que par la conformation du fruit, dont les valves elles-mêmes portent les graines. Par là, il ressemble au genre Plectanthère, dont il diffère à la fois

(1) Gardner, *loc. cit.*, pl. DXVI, 1843.
(2) Engler, *loc. cit.*, p. 358, pl. LXXIII, 1876.
(3) Engler, *loc. cit.*, p. 359, pl. LXXIV, 1876.

par la conformation externe de la feuille, pourvue en même temps de dents et de cils, et par la structure de la tige, où le périderme est épidermique.

## 5. Genre **Hilairelle.**

Comme il a été dit plus haut (p. 3), A. de Saint-Hilaire a fait connaître par quelques mots, en 1823, sous le nom de *Luxembourgia polyandra*, un arbuste remarquable récolté par lui au Brésil, dans la province de Minas Geraes, district de Minas novas, dont il a promis, en 1824, de publier plus tard une description détaillée. Cette promesse n'ayant pas été tenue, je crois utile de transcrire ici le feuillet, écrit de la main de Saint-Hilaire, qui accompagne ses échantillons dans l'Herbier du Muséum et qui donne cette description :

« Frutex circiter 4-pedalis erectus glaberrimus ramosus cortice subferrugineo. Folia sparsa petiolata approximata, 1,5 à 3 pol. longa, 5,5 lin. lata, oblongoelliptica obtusa vel obtusiuscula ima basi integerrima subcuneata serrata subglauca, nervo medio lutescente supra subtusque proeminente, nervulis lateralibus numerosis parallelis, serraturis sphacelatis subuncinatis, mucrone setaceo 2-4 lin. longo. Petiolus 12-14 l. longus gracilis utrinque convexiusculus. Stipulæ geminæ laterales valdè caducæ subulatæ utrinque 2-3 ciliatæ.

« Racemi terminales multiflori basi stipati bracteis caulinaribus. Pedonculi solitarii approximati circiter 8-10 l. longi paulo supra basim 2-bracteati et articulati. Bracteæ caulinares lineares angustæ acutissimæ mucronatæ ciliatæ seu integerrimæ lutescentes stipulatæ valdè caducæ ; pedunculares caulinaribus conformes. Calix 5-phyllus caducus subinæqualis foliolis elliptico-ovatis obtusis integerrimis subcoriaceis ex viridi lutescentibus corolla 3-plo brevioribus. Petala 5 hypogyna, subinæqualia ovatoelliptica obtusa subcuspidata, inferiora duo minora. Stamina indefinita cum pistillo gynophoro brevi inserta ; antheræ circiter 3-lin. longæ lineares angustæ subinæquales immobiles postice in massulam secundam obtusam hinc convexam inde concavam ovariumque ante floris explicationem amplectentem. Pistillum declinatum. Stylus brevis subpyramidatus 3-angularis persistens. Ovarium triangulare oblongum subpedicellatum uniloculare polyspermum ; placentæ 3 e lateribus ovarii enatæ primum breviter lamellatæ, dein bifidæ, demum patenter divergentes (figura T), ferè usque ad centrum productæ ; ovula numerosa marginibus liberis placentæ affixa.

« Capsula oblonga 3-gona acutiuscula breviter pedicellata obscure rufes-

cens vel nigra unilocularis polysperma, trivalvis; valvulis introflexis nec usquè ad centrum productis extremitate seminiferis. Semina parva rovato-oblonga obtusa compressiuscula membrana cincta apice latiore reticulata ferruginea. Integumentum duplex utrinque membranaceum. Perispermum paucum. Embryo rectus, cotyledones semi ellipticæ obtusæ planiusculæ radicula longiores; radicula obtusa umbilicum fere attingens; umbilicus terminalis ad extremitatem angustiorem seminis.

« Crescit in dumetis continuis vulgo Carascos partis borealis provinciæ Minas geraes dictæ Minas novas præcipue prope pagum Nossa Senhora da Penha et urbem Villa do Fanado seu do Bom-sucesso. Floret aprili-maio.

« Nom. vulg. Congonha do campo, Mate do campo. »

A cette description originale, demeurée jusqu'à présent inédite, il est intéressant de comparer celle que M. Engler a publiée sous le même nom, en 1876, d'après un échantillon donné par A. de Saint-Hilaire à Richard et conservé dans l'Herbier de Franqueville, aujourd'hui Drake del Castillo (1). Cette comparaison accuse plusieurs différences notables, en particulier dans la dimension et la conformation de la feuille. Pour A. de Saint-Hilaire, le pétiole mesure 27 à 30 millimètres de long, le limbe jusqu'à 80 millimètres de long sur 12 millimètres de large; pour M. Engler, le pétiole n'a que 15 à 25 millimètres de long, le limbe seulement 30 à 40 millimètres de long sur 7 à 10 millimètres de large. Pour le premier, toutes les dents du limbe sont semblables; pour le second, les dents inférieures de chaque côté se prolongent en cils aigus. Si l'on examine avec quelque attention les divers échantillons de A. de Saint-Hilaire, ces différences s'expliquent aisément. Ils sont, en effet, de deux sortes. Les uns, récoltés près d'une ville nommée Villa do Fanado, ont les feuilles plus grandes, à dents toutes semblables; c'est sur eux qu'il a tracé la description transcrite plus haut. Les autres, trouvés près d'un village nommé Nossa Senhora da Penha, ont les feuilles plus petites, à dents inférieures, au nombre de deux à quatre de chaque côté, prolongées en cils pointus de 1 à 2 millimètres; c'est un de ceux-ci que Saint-Hilaire a donné à Richard et qui a servi à la description de M. Engler.

(1) Engler, *Flora bras.*, XII, 2, p. 358, 1876.

A. de Saint-Hilaire a donc réuni sous le même nom deux formes différentes, qui sont des espèces bien distinctes. Comme de règle, il faudra conserver le nom de *polyandra* à la forme dont la description détaillée a été publiée la première, c'est-à-dire à la plante de Nossa Senhora da Penha, décrite par M. Engler. A l'autre, c'est-à-dire à la plante de Villa do Fanado, à laquelle s'applique la description manuscrite de Saint-Hilaire donnée plus haut, je donnerai le nom de *neglecta*. La première a été récoltée récemment par M. Glaziou, qui m'a envoyé un fragment de son échantillon. La seconde a été retrouvée par Riedel, dont j'ai pu examiner un échantillon provenant de l'Herbier de Saint-Pétersbourg.

En étudiant, sur ces divers exemplaires, la structure de la tige et de la feuille de ces deux espèces, j'ai pu me convaincre que si elles ressemblent à la Plectanthère et aux Épiblépharides par les feuilles pétiolées à stipules caduques, elles diffèrent de ces deux genres trop fortement pour qu'on puisse les comprendre dans l'un ou dans l'autre. Il est donc nécessaire d'établir pour elles un genre nouveau, qu'en mémoire du savant botaniste qui les a découvertes toutes les deux, je nommerai Hilairelle (*Hilairella* v. T.). La plante de Nossa Senhora da Penha sera donc l'Hilairelle polyandre [*Hilairella polyandra* (A. de Saint-Hilaire) v. T.] (1), celle de Villa do Fanado l'Hilairelle négligée (*Hilairella neglecta* v. T.).

Pour résumer la structure de la tige et de la feuille dans ce genre, je prendrai pour type l'H. polyandre.

La tige, dont la surface glabre est marquée de lenticelles, a dans son écorce des cellules scléreuses, des cellules à gros cristaux solitaires octaédriques ou prismatiques, et des méristèles foliaires pourvues d'un arc fibreux en dehors. Les faisceaux fibreux péricycliques sont et demeurent séparés.

(1) A. de Saint-Hilaire a lui-même fait remarquer combien ce nom de polyandre est mauvais, puisque toutes les Luxembourgies ont de nombreuses étamines (*Loc. cit.*, p. 336, en note, 1824). Il est pourtant nécessaire de le conserver.

Le liber secondaire renferme de nombreuses cellules scléreuses, isolées ou groupées. Le bois est normal, ainsi que la moelle. Le périderme se forme de bonne heure dans l'épiderme, comme chez les Épiblépharides, avec un liège à cellules plates et membranes minces, et un phelloderme réduit à une seule assise.

La feuille, qui est pétiolée à stipules promptement caduques, comme dans les deux genres précédents, prend à la tige trois méristèles, deux des corticales et une médiane sortie au nœud même. Dès la base, ces trois méristèles s'unissent en un étui fermé cylindrique, simulant ainsi une stèle avec son péricycle fibreux tout autour, relié au bois par la sclérose des rayons et sa moelle à membranes lignifiées. Mais ici, la moelle renferme trois faisceaux rapprochés en un arc concave en haut, composés chacun d'un gros faisceau libérien bordé en haut et en bas par une lame ligneuse, en un mot, un arc libéroligneux à deux bois. C'est là un caractère nouveau, que n'offre aucun des genres étudiés jusqu'à présent et qui suffit à définir nettement celui-ci. Cette disposition compliquée de la méristèle du pétiole se conserve tout le long de la nervure médiane du limbe, en s'amincissant progressivement.

Dans le limbe, l'épiderme est gélifié et n'a de stomates qu'en bas. L'écorce est palissadique unisériée en haut ; au-dessus et au-dessous des arcs fibreux des méristèles latérales, elle se réduit à une ou deux assises de cellules isodiamétriques. Quand il y en a deux, l'interne, qui est l'endoderme, forme dans chaque cellule contre l'arc fibreux, mais en haut seulement, une mâcle sphérique ; en un mot, chaque méristèle latérale est surmontée d'une bande de cristarque endodermique.

Même structure dans l'H. négligée, avec cette différence que la tige renferme moins de cellules scléreuses dans son liber secondaire, et cette autre différence, sans doute en rapport avec la plus grande dimension de la feuille, que dans le pétiole l'arc libéroligneux médullaire compte cinq faisceaux, au lieu de trois.

L'inflorescence, la fleur, le fruit et la graine ont la même organisation essentielle que dans les genres précédents. Les pédicelles sont articulés très près de la base ; les sépales sont dépourvus de cils ; le fruit, arrondi transversalement et non triquètre, où les graines, lors de la déhiscence, sont portées non par les valves dures, mais par des pièces molles alternes, ressemble par là plus à celui des Luxembourgies et de la Périblépharide qu'à celui de la Plectanthère et des Épiblépharides.

Ainsi caractérisé, le genre Hilairelle se distingue immédiatement de tous les précédents, même de la Plectanthère et des Épiblépharides dont ses feuilles pétiolées à stipules caduques le rapprochent le plus, par la structure compliquée du pétiole et de la nervure médiane du limbe. Par l'origine épidermique du périderme, c'est aux Épiblépharides qu'il ressemble le plus, mais il en diffère par la conformation du limbe foliaire, qui n'a que des dents et non à la fois des dents et des cils, et aussi par la forme et le mode de déhiscence du fruit.

## I. — TRIBU DES LUXEMBOURGIÉES.

Ensemble les cinq genres qu'on vient d'étudier composent, dans la famille des Luxembourgiacées, une première tribu, les *Luxembourgiées*, caractérisée à la fois : dans la tige, par l'absence de faisceaux fibreux dans le liber secondaire et de faisceaux surnuméraires dans la moelle ; dans la feuille, par les trois méristèles qu'elle prend à la tige ; dans la fleur, enfin, par la singulière conformation de l'androcée méristémone, conformation sans autre exemple connu, qui rend la fleur profondément zygomorphe, et aussi par la trimérie du pistil.

Les cinq genres qui la constituent, dont quatre nouveaux, comprenant ensemble quatorze espèces, dont six nouvelles, ont leurs caractères distinctifs résumés dans le tableau suivant :

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Luxembourgiées. Feuilles | sessiles à stipules persistantes, | seulement dentées...... | | | *Luxembourgie*, 7 esp. |
| | | dentées et ciliées....... | | | *Périblépharide*, 1 esp. |
| | pétiolées à stipules caduques. Périderme | exodermique. Limbe seulement cilié........................ | | | *Plectanthère*, 1 esp. |
| | | épidermique. Pétiole | sans arc libéroligneux interne. Limbe cilié et denté....... | | *Épiblépharide*, 3 esp. |
| | | | avec arc libéroligneux interne. Limbe seulement denté.... | | *Hilairelle*, 2 esp. |

Ainsi composée, cette tribu est exclusivement localisée au Brésil central, dans les deux provinces voisines de Minas Geraes et de Rio-de-Janeiro.

Par la structure plus compliquée du pétiole et de la nervure médiane du limbe, les Hilairelles établissent une transition très nette entre cette tribu et celle des Godoyées, qu'il s'agit maintenant de constituer.

### 6. Genre **Godoyer**.

Le genre Godoyer (*Godoya*) a été établi en 1794 par Ruiz et Pavon pour deux espèces du Pérou, le G. obovale (*G. obovata*) et le G. spatulé (*G. spatulata*) (1). Ph. de Martius en a décrit, en 1824, sous le nom de G. gemmiflore (*G. gemmiflora*), une troisième, récoltée par lui au Brésil, province de Amazonas. Bientôt après, en 1825, Kunth en a publié une quatrième, découverte en Colombie par Bonpland et nommée par lui G. sinué (*G. repanda*). La seconde et la quatrième ont été rattachées plus tard au genre Cespédésie, comme il sera dit plus loin, tandis que la troisième est devenue, en 1846, le type du genre Blastémanthe, qui n'appartient pas à la tribu des Godoyées. A la première, demeurée ainsi le seul représentant du genre, Planchon en a ajouté, en 1846, une seconde, récoltée en 1845 par Purdie, en Colombie, dans la province d'Antioquia, qu'il a nommée G. d'Antioquia (*G. antioquiensis*) (2). C'est à ces deux espèces que se réduit encore aujourd'hui le genre Godoyer.

(1) Ruiz et Pavon, *Flora peruvianæ Prodromus*, p. 58, pl. XI, 1794, et *Systema vegetab. Floræ peruvianæ*, I, p. 101, 1798.
(2) Planchon, *loc. cit.*, p. 598, 1846.

Ce sont de très grands et très beaux arbres à feuilles caduques, isolées suivant 2/5, simples, sessiles, munies de larges stipules latérales caduques, qui se rejoignent presque en arrière et laissent sur la tige après leur chute une cicatrice annulaire. Le limbe est atténué à la base, arrondi au sommet, à bord crénelé, penninerve, à nervure médiane peu saillante, à nervures latérales espacées, bien visibles sur les deux faces, peu saillantes en bas, presque creuses en haut.

Dans ce qui va suivre, je prendrai pour type le G. obovale, nommé *Laupe* au Pérou, dont j'ai pu étudier, dans l'Herbier du Muséum, les échantillons originaux récoltés au Pérou par Dombey et provenant les uns directement du collecteur, les autres de l'Herbier de Pavon (1). J'y comparerai ensuite le G. d'Antioquia, nommé *Caunce* en Colombie, dont j'ai examiné des échantillons récoltés de 1851 à 1857 par Triana dans cette même province.

1. *Structure de la tige.* — La tige a sa surface grisâtre munie de rares lenticelles arrondies et marquée, dès la première année, par les minces cicatrices annulaires des stipules caduques, auxquelles s'ajoutent, dès la seconde année, les larges cicatrices arrondies des feuilles tombées.

Sous l'épiderme glabre, l'écorce est formée de deux zones, dont l'externe renferme des cellules à mâcles sphériques d'oxalate de calcium et plus tard des cellules scléreuses isolées ou par petits groupes, et dont l'interne est lacuneuse et se termine en dedans par un endoderme peu nettement différencié. Dans la région supérieure de l'entre-nœud, elle contient dans sa zone externe des méristèles, au nombre de six, échappées de la stèle vers le milieu de la longueur de l'entre-nœud, qui se divisent latéralement avant de se rendre toutes dans la feuille prochaine, en même temps que la méristèle médiane sortie de la stèle au nœud même.

(1) Cette espèce a été figurée en 1802 dans la planche CCCLXXVIII du tome IV, demeuré inédit, de la *Flora peruviana et chilensis*, de Ruiz et Pavon.

Chacune de ces méristèles corticales est munie, en dehors et sur les flancs, d'un arc fibreux péridesmique.

La stèle a son péricycle différencié en arcs fibreux, qui sont et demeurent séparés par des bandes de parenchyme. Les faisceaux libéroligneux primaires sont normaux. La moelle, qui lignifie de bonne heure sans les épaissir les membranes de ses cellules, renferme, rangés en un cercle unique vers le milieu du rayon, un certain nombre de petits faisceaux équidistants, composés chacun de deux sortes d'éléments. En dehors, sont quelques vaisseaux disposés en une seule file radiale, croissant progressivement de diamètre de dehors, où se trouve le plus étroit, qui est spiralé ou annelé, en dedans, où se trouve le plus large, qui est rayé ou ponctué, et dont le développement est centripète. Ce faisceau vasculaire, qui ressemble tout à fait à ceux d'une racine, est bordé de chaque côté et en dehors par un rang de cellules médullaires qui conservent leur membrane cellulosique au lieu de la lignifier comme les autres. En dedans, directement appliqué contre le vaisseau le plus large et le dépassant de chaque côté, se voit un paquet de fibres relativement gros, bordé par des cellules médullaires à membrane lignifiée. Ensemble, ces deux faisceaux intimement accolés, l'externe vasculaire, l'interne fibreux, constituent un faisceau double, *fibro-vasculaire*. La moelle renferme donc ici un cercle de faisceaux exclusivement fibro-vasculaires, sans trace de tubes criblés, en nombre ordinairement variable de huit à douze, souvent de dix. Par là, cette tige offre un caractère sans exemple connu jusqu'à présent, qui donne aux Godoyers un grand intérêt au point de vue de la science générale. Ainsi constitués, ces faisceaux médullaires traversent tous les nœuds de la tige, sans entrer en communication avec les faisceaux libéroligneux du cercle normal et sans contribuer comme eux à la formation des feuilles.

M. Gilg a déjà signalé, en 1893, la présence de faisceaux médullaires dans la tige du genre Godoyer, sans désignation

d'espèces (1). Mais, en les assimilant purement et simplement aux faisceaux libéroligneux corticaux et en les regardant comme disséminés en grand nombre dans toutes les régions de la moelle, il en a méconnu à la fois la structure et la disposition dans ce genre. Il n'y a pas non plus attaché d'importance puisque, dans sa revision de la famille des Ochnacées, publiée peu de temps après, il n'en a plus fait mention parmi les caractères anatomiques de ces plantes (2). Plus tard, en 1899, M. Solereder n'a fait que reproduire, d'après M. Gilg, cette trop vague et d'ailleurs inexacte indication (3).

Le périderme se forme de bonne heure dans l'épiderme. Le liège épaissit et lignifie la membrane de ses cellules sur les faces internes et latérales, en forme d'U. Le phelloderme se réduit à une seule assise de parenchyme.

Le pachyte s'établit de bonne heure aussi à sa place normale. Le liber secondaire produit des paquets fibreux, qui, à la fin de la première année, forment deux couches concentriques. Une tige de deux ans a quatre couches semblables, une tige de trois ans en a six. En un mot, le liber secondaire y est stratifié, à raison de deux couches de faisceaux fibreux par an, comme celui du Tilleul, par exemple, avec cette différence toutefois qu'ici les rayons primaires ne se dilatent pas en éventail dans le liber secondaire, comme dans les Malvacées, Tiliacées, etc. Le bois secondaire est normal, avec rayons unisériés et sans distinction de couches annuelles. Le liber seul permet donc ici d'estimer, par la structure, l'âge de la branche considérée. Le tronc âgé fournit un bois très solide, qui sert notamment à fabriquer des manches d'outils.

La tige du G. d'Antioquia offre essentiellement la même structure que celle du G. obovale ; il n'y a de différence que

(1) Gilg, *Ueber den anatomischen Bau der Ochnaceen* (Berichte der deutsch. bot. Gesellschaft, XI, p. 21, janvier 1893).

(2) Dans Engler et Prantl, *Natürl. Pflanzenfamilien*, III, 6, p. 133, février 1893.

(3) Solereder, *Vergleichende Anatomie der Dicotyledonen*, p. 215, 1899.

dans les cellules scléreuses de l'écorce, qui sont plus nombreuses et plus précoces, et dans le nombre de faisceaux fibrovasculaires médullaires, qui est un peu plus grand, compris d'ordinaire entre quinze et vingt.

2. *Structure de la feuille.* — La feuille est sessile, pourvue de deux larges stipules très caduques, laissant après leur chute une cicatrice annulaire. Ces stipules portent à leur base une rangée de cils raides, noirâtres, longs d'environ 2 millimètres ; ces cils, dans chacun desquels pénètre une fine branche des méristèles stipulaires, ou bien tombent avec les stipules, ou bien restent après leur chute adhérents à la base de l'entre-nœud. Ce sont surtout les cils les plus voisins du limbe qui persistent ainsi et que l'on retrouve encore, même après la chute de la feuille, formant une petite touffe de chaque côté du bourgeon axillaire. Située à l'aisselle de chaque stipule, cette frange de cils correspond évidemment à ce qu'on nomme la couronne dans la corolle des Lychnides, des Nérions, etc. ; c'est une ligule stipulaire. Sa présence donne déjà un caractère remarquable à la feuille de cette plante. On reviendra plus loin sur le rôle de ces cils.

Inséré par une large surface circulaire, le limbe reçoit de la tige d'une part toutes les méristèles corticales présentes à ce niveau, comme il a été dit plus haut, de l'autre une méristèle médiane séparée de la stèle au nœud même. Elles s'unissent toutes à la base du limbe de manière à former une courbe fermée large et plate, convexe en bas, plane en haut, où les arcs fibreux péridesmiques se fusionnent en une couche fibreuse continue. Dans sa moelle, cette courbe fermée contient deux arcs superposés, formés l'un et l'autre de trois faisceaux libéroligneux côte à côte, ayant chacun un faisceau fibreux en dehors du liber. Dans l'arc inférieur, les faisceaux tournent leur liber en haut, leur bois en bas, en un mot, sont inversement orientés. Dans l'arc supérieur, au contraire, ils tournent leur liber en bas, leur bois en haut, en un mot, sont directement orientés. Les deux arcs internes sont donc adossés l'un à l'autre par leurs faisceaux

fibreux, tout en laissant entre eux une bande de parenchyme. Cette disposition compliquée se conserve dans la nervure médiane, avec cette différence que progressivement les trois faisceaux de l'arc inférieur inverse disparaissent, ne laissant subsister que les trois faisceaux de l'arc supérieur direct, qui à leur tour s'amincissent et disparaissent vers l'extrémité.

Dans la lame, l'épiderme, fortement cutinisé en dehors, lignifie sans les gélifier les parois latérales et internes de ses cellules. Il n'a de stomates que sur la face inférieure, où ils sont groupés en petites plages, sans cellules annexes, dans les étroites mailles du réseau de nervures. L'écorce est palissadique bisériée en haut, lacuneuse en bas. Les méristèles latérales, qui sont étroites et hautes, rattachent leurs bandes fibreuses en haut et en bas à l'épiderme par la sclérose en T des cellules corticales interposées; en un mot, elles sont tout à fait cloisonnantes. Dans les compartiments qui les séparent, l'écorce est entièrement dépourvue de sclérites.

La feuille du G. d'Antioquia offre essentiellement la même conformation, avec une frange de cils à l'aisselle de chaque stipule, persistant en forme de touffe de chaque côté du bourgeon; mais ici, en s'approchant du bord, chaque nervure latérale du limbe se bifurque et envoie ses deux branches dans deux dents consécutives; le bord offre donc deux fois autant de dents que la lame a de nervures latérales. Dans le G. obovale, les nervures latérales restent simples et les dents du bord sont en même nombre qu'elles. Cette différence, non remarquée par Planchon, permet de distinguer ces deux espèces même sur un fragment du limbe. La feuille offre aussi la même structure, mais avec une complication plus grande dans la côte médiane. A sa base, la courbe fermée libéroligneuse contient, en effet, non pas seulement deux, mais quatre arcs libéroligneux superposés, et chacun de ces arcs, surtout les deux inférieurs, est formé de faisceaux plus nombreux. L'inférieur est inverse, le second est direct, le troisième inverse, le quatrième direct. Cette disposition se conserve tout le long de la nervure médiane, avec

réduction progressive du nombre des faisceaux dans chaque arc interne et réduction progressive du nombre même de ces arcs de haut en bas.

3. *Inflorescence. Structure du pédoncule floral et de ses ramifications.* — Le Godoyer obovale fleurit quatre mois durant, de juin à septembre. L'inflorescence y est une grappe terminale, et cette grappe est simple si l'on fait abstraction de la première branche, qui est parfois ramifiée.

Au-dessous de cette première branche, entre elle et la dernière feuille, le pédoncule porte quelques bractées, ordinairement de une à trois, stipulées et caduques, portant sur chaque stipule une frange de cils. Elles constituaient à l'origine les écailles protectrices du bourgeon terminal florifère. A l'aisselle d'une ou de plusieurs de ces bractées, se forme un bourgeon végétatif, écailleux, long et pointu, par lequel la croissance de la tige se poursuivra plus tard en sympode dans une ou plusieurs directions divergentes. Les bractées mères des pédicelles floraux sont également stipulées et caduques, à stipules munies d'une frange de cils. En effeuillant les écailles protectrices des bourgeons végétatifs situés à l'aisselle des bractées inférieures, on s'assure qu'elles ont chacune à sa base une rangée de cils, collés les uns aux autres et à l'axe du bourgeon par une résine incolore, qui s'est épanchée tout autour d'eux. Ces écailles sont les stipules de bractées avortées et c'est comme telles qu'elles portent à leur base une frange de cils.

Jusqu'au niveau de la dernière feuille végétative, qui marque la fin de la tige proprement dite, les faisceaux médullaires conservent la structure fibro-vasculaire et la disposition circulaire qu'on y a constatées. Au-dessus de cette feuille, c'est-à-dire à la base même du pédoncule floral, ils se prolongent, il est vrai, mais en subissant une brusque transformation. Le nombre s'en accroît d'abord un peu par ramification, passant par exemple de dix à quatorze ou seize. Ensuite, ils grossissent beaucoup ; à leur unique file vasculaire radiale, qui est centripète externe, s'en ajoutent souvent

d'autres pareilles de chaque côté ; le paquet fibreux interne s'élargit et se creuse vers le centre d'une plage circulaire, formée de tubes criblés et de cellules de parenchyme interposées, qui s'avance au dehors jusqu'au contact de la partie vasculaire, et se trouve bordée en dedans par un arc fibreux, reste du paquet primitif. Chacun des minces faisceaux fibro-vasculaires de la tige est devenu ainsi dans le pédoncule floral un gros faisceau *cribro-vasculaire*, semblable aux faisceaux libéroligneux normaux, mais inversement orienté, puisqu'il tourne en dehors ses vaisseaux, en dedans ses tubes criblés, et plus en dedans encore son arc fibreux. Le cercle formé dans la moelle par ces gros faisceaux cribro-vasculaires inverses se continue désormais sans changement dans toute la longueur du pédoncule floral, dont la structure se trouve ainsi être plus compliquée que celle de la tige qu'il prolonge.

A partir de son rameau inférieur, la grappe est simple et le pédoncule produit directement les pédicelles floraux. Chacun de ceux-ci porte, à 5 millimètres environ de sa base, une paire de bractées caduques, qui sont les stipules d'une bractée unique dont le limbe a avorté. Aussi offrent-elles à leur base, comme toutes les stipules de la plante, une frange de cils. Au-dessus d'elles, à moins de un millimètre, l'écorce du pédicelle offre un sillon annulaire profond, où il se détachera plus tard, en un mot, une articulation. Considéré au-dessous des deux bractées et même au-dessus, entre elles et le sillon d'articulation, le pédicelle a dans sa moelle un cercle de faisceaux cribro-vasculaires inverses, assez rapprochés pour former un anneau presque continu. A l'articulation même, ces faisceaux cessent tous à la fois brusquement, et le pédicelle proprement dit, situé au-dessus de l'articulation, reprend la structure normale. Il n'en est pas moins vrai que voilà un pédicelle floral qui, dans sa région inférieure à l'articulation, offre une structure plus compliquée que celle de la tige feuillée. C'est ordinairement tout le contraire qui a lieu, comme on sait.

Cette même forme d'inflorescence, avec cette même remarquable structure du pédoncule floral et de ses ramifications, se retrouve dans le G. d'Antioquia, à la différence près du nombre des faisceaux cribro-vasculaires inverses, qui est plus grand et monte, par exemple, à vingt-quatre, comme y était plus grand dans la tige le nombre des faisceaux fibro-vasculaires, ainsi qu'il a été dit plus haut (p. 30). Les bourgeons végétatifs axillaires des bractées inférieures du pédoncule floral y sont plus longs encore et plus pointus que dans le G. obovale ; ils mesurent, en effet, 3 et jusqu'à 5 centimètres de longueur.

4. *Fleur, fruit et graine.* — Le pédicelle floral mesure environ un centimètre de longueur, dont moitié au-dessous, moitié au-dessus des deux bractées caduques et de l'articulation. Avant l'épanouissement, le bouton est grand, long et pointu, mesurant 20 millimètres de long sur 6 millimètres de large.

Le calice a cinq sépales libres et très caducs, en préfloraison imbriquée, très inégaux, les deux externes courts, le troisième moyen, les deux derniers beaucoup plus longs et enveloppant complètement la corolle dans le bouton. Chaque sépale porte à sa base, dressés côte à côte dans son aisselle, un rang de cinq à sept filaments ciliformes, longs de 2 à 3 millimètres, formant une sorte de frange, qui persiste après sa chute.

Chacun de ces filaments a un épiderme cutinisé formé de cellules étroites, allongées perpendiculairement à la surface et un peu obliquement dirigées, en un mot palissadique. Cet épiderme sécrète une substance résineuse, qui s'accumule d'abord entre les cellules et la cuticule soulevée et décollée, puis se répand au dehors. Au-dessous on voit une assise à mâcles sphériques, puis, dans l'axe du filament, une méristèle relativement grosse, entourée d'une gaine fibreuse, mais où je n'ai pas réussi à voir de vaisseaux nettement différenciés. Les coupes transversales successives du réceptacle passant par l'insertion des sépales, qui se fait à

des hauteurs un peu différentes, montrent que les méristèles des sépales, avant d'y entrer, se dédoublent radialement et forment en dedans d'elles un arc de petites branches qui, après leur départ, se rendent chacune dans un des cils de la frange correspondante. Ces filaments sont donc bien des dépendances ligulaires des sépales, doués de la même valeur morphologique que la couronne de certaines corolles. Ensemble, ces cinq franges forment au calice une sorte de calicule interne, et la fonction de ce calicule est essentiellement sécrétrice.

Les cils supra-stipulaires, que l'on a rencontrés plus haut en étudiant la feuille (p. 31) et les bractées de divers ordres de l'inflorescence (p. 33), sont évidemment de même nature morphologique que les cils supra-sépaliques dont il est maintenant question. Ils en ont aussi la structure et exercent dans le bourgeon la même fonction, à la fois sécrétrice et protectrice par la sécrétion résineuse qu'ils épanchent au dehors. Mais tandis que les premiers avaient passé inaperçus jusqu'ici, les seconds ont été signalés et figurés dès l'origine par Ruiz et Pavon, qui les ont considérés comme composant un nectaire, intercalé entre le calice et la corolle, et persistant après la chute de ces deux verticilles (1).

La corolle a cinq grands pétales libres en préfloraison tordue, égaux, cunéiformes, de couleur jaune, caducs et mesurant 4 centimètres de long sur 3 centimètres de large. L'androcée a dix étamines libres en deux verticilles alternes, l'externe épisépale, l'interne épipétale; il est donc directement diplostémone. Chaque étamine a un filet très court et une anthère longue, épaisse, quadrangulaire, à surface lisse, munie de quatre sacs polliniques s'ouvrant au sommet par deux pores. Les grains de pollen sont ellipsoïdes à trois plis. A l'épanouissement, toutes les étamines se rejettent en avant de manière à rendre la fleur en apparence zygomorphe.

Le pistil a cinq carpelles, fermés et concrescents dans toute

(1) *Prodromus*, p. 58, pl. XI, fig. 4 et 5, 1794, et *Flora peruviana*, IV, inédit, pl. CCCLXXVIII, fig. 3 et 4, 1802.

leur longueur en un ovaire à cinq loges à placentation axile, surmonté d'un style unique, court, à extrémité stigmatifère indivise et non renflée. A l'épanouissement, l'ovaire est fortement courbé en arrière dans le plan de symétrie, ce qui augmente encore la zygomorphie de la fleur. La fermeture des carpelles a lieu par rapprochement et soudure des deux bords, dont les épidermes en contact sont bien distincts au centre. Dans l'angle interne de la loge, ces bords se séparent, se réfléchissent en dehors, et portent chacun sur son extrémité renflée côte à côte plusieurs rangées d'ovules anatropes. L'ovule a un nucelle persistant jusqu'après la formation de l'œuf, recouvert par deux téguments.

Le fruit est une capsule drupacée mesurant environ 6 centimètres de long. La zone scléreuse du péricarpe est formée dans toute son étendue de deux couches : l'externe à cellules allongées suivant l'axe ; l'interne à cellules allongées transversalement suivant la tangente. Dans les cloisons, les deux zones scléreuses sont séparées par une bande de parenchyme et cessent vers le milieu du rayon. A la maturité, le péricarpe s'ouvre par dédoublement centripète des cloisons, en cinq valves à bords membraneux réfléchis en dedans ; en même temps, les cloisons se séparent en leur milieu d'avec leurs parties internes renflées et comme ces parties internes, qui ne sont qu'accolées au centre, se séparent aussi l'une de l'autre, il en résulte cinq cordons libres, alternes aux valves et portant les graines. Ces cordons sont rattachés transversalement aux bords membraneux des valves par les faisceaux libéroligneux qui parcouraient la cloison ; vers le sommet, chacun d'eux se bifurque et va se rattacher à l'extrémité des deux valves voisines. En un mot, la capsule drupacée est à la fois septicide et septifrage, ressemblant sous ce rapport à celle des Luxembourgies.

Ce remarquable mode de déhiscence a été décrit et figuré dès l'origine par Ruiz et Pavon (1). Aussi peut-on s'étonner

(1) *Prodromus*, p. 58, pl. XI, fig. 9-13, 1794.

qu'un demi-siècle plus tard, il ait été méconnu par Planchon, qui a décrit les valves comme séminifères sur leurs bords (1).

Je n'ai pas pu étudier la graine mûre, les capsules, toutes largement ouvertes, des échantillons originaux n'en offrant plus trace. Ruiz et Pavon l'ont décrite comme oblongue et ailée, mais sans faire aucune mention de leur contenu.

L'organisation de la fleur et du fruit est la même dans le G. d'Antioquia, dont on ne connaît pas davantage la graine. M. Engler a publié en 1874 un bon diagramme de la fleur de cette espèce (2), reproduit plus tard par M. Gilg (3).

5. *Résumé.* — En somme, aussi bien par la conformation et la structure du corps végétatif que par l'organisation florale, le genre Godoyer s'éloigne de toutes les Luxembourgiées et se montre le type d'une tribu distincte.

La tige a son liber secondaire stratifié, à raison de deux couches de fibres par an, et sa moelle pourvue d'un cercle de faisceaux surnuméraires, qui sont fibro-vasculaires, à vaisseaux externes et centripètes. Le pédoncule floral a aussi dans sa moelle un cercle de faisceaux surnuméraires, mais qui sont cribro-vasculaires inverses. La feuille a ses larges stipules caduques, qui laissent après leur chute une cicatrice annulaire, pourvues à la base d'une frange de filaments sécréteurs; elle prend à la tige plus de trois méristèles et, dans sa nervure médiane, la courbe libéroligneuse fermée renferme dans sa moelle au moins deux arcs libéroligneux superposés et inversement orientés. La fleur a son calice muni à sa base d'une frange de filaments sécréteurs, de même nature et de même rôle que ceux des stipules; son androcée est directement diplostémone; son pistil est pentamère à carpelles fermés, c'est-à-dire à placentation complètement axile.

Tous ces caractères sont nouveaux et vont se retrouver, avec des modifications diverses, dans les genres voisins, qu'il s'agit maintenant d'étudier.

(1) *Loc. cit.*, p. 598.
(2) Engler, *Nova Acta*, XXXVII, 2, pl. XII, fig. 6, 1874.
(3) *Nat. Pflanzenfam.*, III, 6, p. 135, fig. 70, C, 1893.

### 7. Genre **Planchonelle.**

Spruce a récolté, en 1855-56, à Tarapoto, au Pérou oriental, une plante (n° 4003) qu'il a rapportée avec doute, comme espèce nouvelle, au genre *Godoya*. Elle a, en effet, comme les Godoyers, des feuilles simples et caduques, à larges stipules très éphémères, laissant après leur chute une cicatrice annulaire et munies à leur base d'une frange de filaments sécréteurs. Elle a aussi, comme les Godoyers, des fleurs à calice dialysépale, à androcée diplostémone et à pistil pentamère avec carpelles fermés. Mais les feuilles y sont distiques et non quinconciales. Mais surtout le calice a ses sépales persistants courts, dépourvus de frange sécrétrice, sensiblement égaux et ne recouvrant pas la corolle dans le bouton, qui est court et arrondi, au lieu de les avoir caducs, allongés, pourvus d'une frange sécrétrice et très inégaux, les internes recouvrant la corolle dans le bouton, qui est long et pointu. Ce n'est donc pas un Godoyer. Elle ne peut pas davantage être incorporée à l'un quelconque des genres qui seront étudiés tout à l'heure. Il faut donc la considérer comme le type d'un genre distinct. En mémoire de J. Planchon, à qui l'on doit un beau travail sur les Godoyers et les genres voisins, publié en 1846, je le nommerai Planchonelle (*Planchonella* v. T.) et l'espèce en question sera la Planchonelle distique (*Planchonella disticha* v. T.). Étudions-la de plus près.

La tige porte des feuilles isolées, tantôt suivant 1/2, tantôt suivant 2/5, caduques, simples, brièvement pétiolées et stipulées (1). Les stipules sont très éphémères, larges,

(1) Le premier et le seul échantillon étudié lors de la publication de ma Note préliminaire (*Journ. de Botan.*, février 1904) avait les feuilles espacées et disposées suivant 1/2. Depuis, j'ai pu examiner un autre échantillon où les feuilles sont plus rapprochées et insérées suivant 2/5. La disposition distique n'est donc pas constante dans cette espèce et, en conséquence, la dénomination spécifique n'est pas toujours exacte. Elle n'en doit pas moins être conservée.

bord entier, mesurant 8 millimètres de long sur 3 millimètres de large, ne se rejoignant pas tout à fait du côté opposé et laissant après leur chute deux cicatrices distinctes en forme d'arc; chacune d'elles porte à sa base, dressées à son aisselle, une frange de courts filaments sécréteurs, qui tombent d'ordinaire avec elle, mais parfois restent quelque temps adhérents à la tige, surtout de chaque côté du bourgeon axillaire. Le limbe est coriace, ovale atténué à la base et au sommet, penninerve à nervures latérales espacées, marquées d'un sillon à la face supérieure, reliées par un fin réseau de nervures très saillant en haut, peu visible en bas; le bord, reployé vers le bas, paraît entier, mais est en réalité hérissé de très petites dents recourbées vers le haut et appliquées contre lui; il y a une dent à l'extrémité de chaque nervure latérale et trois dans chaque intervalle. Le pétiole mesure environ 6 millimètres de long, le limbe 10 à 12 centimètres de long sur 4 centimètres de large; l'écart des nervures latérales est d'environ 10 millimètres.

1. *Structure de la tige et de la feuille.* — La tige a sa surface ridée en long et plus tard marquée de petites lenticelles rondes et espacées. Sous l'épiderme glabre et faiblement cutinisé, l'écorce renferme quelques cellules à mâcles sphériques et plus tard quelques cellules scléreuses, isolées ou par petits groupes. Elle contient des méristèles, pourvues d'un arc fibreux. Le péricycle a des faisceaux fibreux séparés par du parenchyme. Dans la branche d'un an, le liber secondaire a deux couches de petits faisceaux fibreux à section carrée ou rectangulaire, comme dans les Godoyers. Le bois, primaire et secondaire, est normal. La moelle, dont les membranes sont de bonne heure lignifiées, renferme, vers la moitié du rayon, un cercle de petits faisceaux équidistants, au nombre de dix ordinairement. Ces faisceaux ont la même composition double que chez les Godoyers; ils sont fibro-vasculaires et la file vasculaire centripète externe y est aussi bordée, tout au moins en dehors, de cellules médullaires à membrane demeurée cellulosique.

Le périderme y prend naissance de bonne heure dans l'exoderme, en exfoliant l'épiderme. Le liège y est formé de cellules très plates à parois minces et le phelloderme s'y réduit à une seule assise. Par la structure, tout aussi bien que par l'origine de son périderme, cette plante s'éloigne donc des Godoyers.

La feuille prend à la tige toutes les méristèles corticales présentes au nœud considéré, avec une méristèle médiane sortie au nœud même. Dans le pétiole, ces méristèles se groupent en un anneau externe à faisceaux rapprochés, mais non confondus, entourant de nombreux faisceaux disposés en quatre arcs superposés, d'orientation alternativement inverse et directe, le tout formant un ensemble assez compliqué. Dans la nervure médiane du limbe, la disposition se simplifie; la courbe externe, maintenant fermée par la fusion des faisceaux fibreux péridesmiques, contient des faisceaux disposés seulement en trois arcs superposés, l'inférieur inverse, le moyen direct, le supérieur également direct.

La lame, qui est épaisse, a un épiderme très fortement cutinisé en haut, sans gélification et n'offrant de stomates qu'en bas. L'écorce est fortement palissadique bisériée en haut. Les méristèles latérales rattachent leurs bandes fibreuses aux deux épidermes par la sclérose de l'écorce interposée, en un mot, elles sont cloisonnantes; entre elles, s'en voient d'autres plus petites qui sont recouvertes par la couche palissadique.

2. *Inflorescence. Structure du pédoncule floral et de ses ramifications.* — L'inflorescence est une grappe terminale composée à trois degrés, en un mot, une panicule terminale, plus longue que les feuilles, mais peu étalée. Les bractées mères des branches de premier et de second ordre, ainsi que celles des pédicelles, sont très caduques. A l'aisselle d'une bractée inférieure du pédoncule se forme un bourgeon végétatif, qui continuera plus tard la croissance sympodique de la tige. A une distance de un à deux millimètres de la

base, chaque pédicelle porte au même niveau deux bractées caduques qui sont les deux stipules d'une bractée unique dont le limbe avorte ; immédiatement au-dessus, il offre un sillon annulaire où il se détachera plus tard, en un mot, une articulation.

Au-dessus de la dernière feuille, qui marque la fin de la tige proprement dite, les faisceaux médullaires subissent, en passant dans le pédoncule floral, une brusque transformation, toute pareille à celle qu'on a signalée plus haut chez les Godoyers. Devenus ainsi autant de faisceaux cribro-vasculaires disposés en cercle et inversement orientés, ils se prolongent avec la même disposition et la même orientation dans les branches de premier et de second ordre du pédoncule. Ils se prolongent aussi dans les pédicelles jusqu'au niveau de l'articulation, où ils cessent tout à coup, et où la structure redevient normale.

3. *Fleur et fruit.* — Le bouton floral est petit, ovale, arrondi au sommet, mesurant seulement 8 millimètres de long sur 5 millimètres de large ; le calice n'y recouvre que la moitié de la longueur de la corolle au moment de l'épanouissement.

Le calice est formé de cinq sépales libres, ovales, sensiblement égaux, en préfloraison quinconciale, entièrement dépourvus à leur base de filaments sécréteurs. La corolle a cinq pétales alternes, libres, ovales, égaux, en préfloraison tordue, mesurant 8 à 10 millimètres de long sur 6 millimètres de large. L'androcée est directement diplostémone et conformé comme celui des Godoyers, avec filets courts et anthères longues, lisses et poricides. Le pistil a cinq carpelles épisépales, fermés et concrescents en un ovaire à cinq loges à placentation axile, surmonté d'un style court à stigmate entier. La fermeture des carpelles a lieu ici par concrescence des bords au centre et non par simple rapprochement et soudure comme dans les Godoyers. En se réfléchissant en dehors dans l'angle interne de la loge, les deux bords redeviennent libres et portent chacun sur son extré-

mité renflée plusieurs rangées d'ovules anatropes, à nucelle persistant et bitegminés.

Le fruit de cette plante est encore inconnu; mais qu'il soit une capsule septicide, comme chez les Godoyers, c'est ce dont on a déjà la preuve par la structure de l'ovaire, dans la paroi duquel on distingue en face de chaque cloison une lame rayonnante d'un tissu spécial, le long de laquelle s'opérera la déhiscence du péricarpe.

4. *Résumé.* — En somme, par la structure de la tige, où le liber secondaire est stratifié à raison de deux couches de faisceaux fibreux par année et où la moelle renferme un cercle de faisceaux fibro-vasculaires à vaisseaux externes, devenant dans le pédoncule floral un cercle de faisceaux cribro-vasculaires inverses; par la conformation de la feuille, dont les stipules sont munies d'une frange ligulaire sécrétrice; par le calice dialysépale, l'androcée diplostémone et le pistil pentamère à placentation complètement axile, la Planchonelle ressemble aux Godoyers.

Elle en diffère par l'origine et la structure du périderme, qui est exodermique à phelloderme non sclérifié, par l'inflorescence, qui est une panicule, par le calice, qui est court, quinconcial et dépourvu de franges sécrétrices, enfin par le pistil, où la fermeture des carpelles a lieu par concrescence et non par soudure. C'en est assez pour justifier largement la création pour elle d'un genre distinct à côté des Godoyers.

### 8. Genre **Rhytidanthère**.

Ce genre a pour type la plante remarquable, récoltée par Purdie dans la province de Monpax en Colombie, que Planchon a décrite et figurée en 1846 sous le nom de *Godoya splendida*. Il a bien remarqué que, par ses feuilles composées pennées et non simples, par ses étamines au nombre de 18 à 20 et non de 10, dont les anthères sont ridées transversalement et non lisses, cette espèce diffère des deux autres Godoyers beaucoup plus que ceux-

ci entre eux. Aussi en a-t-il fait le type d'une section distincte, d'un sous-genre, sous le nom de *Rutidanthera* (1). A ces différences externes s'en ajoutent maintenant d'autres, tirées de la structure de la tige, de la feuille et du pédoncule floral, comme on va voir, de sorte qu'il est nécessaire d'ériger cette section à la dignité de genre, sous ce même nom, mais plus correctement écrit. L'espèce en question sera donc désormais la Rhytidanthère splendide [*Rhytidanthera splendida* (Planchon) v. T.].

A défaut de l'exemplaire original de Purdie, que je n'ai pas pu examiner, j'ai étudié deux plantes de ce genre, récoltées aussi en Colombie et que je crois différentes spécifiquement entre elles et de la R. splendide.

La première en date a été trouvée en 1842, dans la province de Socorro, par Linden (n° 765). Elle se distingue de la R. splendide par la persistance de ses larges stipules coriaces et des larges bractées, également coriaces, qui couvrent la base du pédoncule floral, par ses feuilles, dont les folioles sont marquées sur la face supérieure de sillons correspondant aux nervures latérales, et par sa panicule, développée en novembre, beaucoup plus courte que la dernière feuille et très peu étalée. Ce sera la Rhytidanthère sillonnée (*Rhytidanthera sulcata* v. T.).

La seconde a été récoltée, de 1846 à 1852, par Schlim (n° 1144) dans la province de Ocaña. Elle ressemble à la R. splendide par ses folioles à face supérieure plane, mais s'en distingue notamment par l'indépendance de la dernière paire de folioles vis-à-vis de la foliole terminale, qui est longuement pétiolée, par ses fleurs blanches et très odorantes, qui se développent en mai, et par ses fruits fusiformes deux fois plus longs. Ce sera la Rhytidanthère odorante (*Rhytidanthera fragans* v. T.).

A l'aide de ces deux espèces nouvelles, surtout de la première que j'ai particulièrement étudiée, il va être facile de

(1) Planchon, *Sur le genre « Godoya »* (London Journ. of Botany, V, p. 598, pl. XIX et XX, 1846). — De ῥυτίς, ride, et ανθηρα, anthère.

tracer les principaux caractères de ce remarquable genre.

1. *Structure de la tige et de la feuille.* — La tige a ses entre-nœuds très courts et porte, après la chute des feuilles, qui sont caduques, non seulement de larges cicatrices arrondies provenant de l'insertion des pétioles, bordées de chaque côté par une cicatrice en arc provenant de l'insertion des stipules, mais encore dans les intervalles de nombreuses lenticelles en boutonnières.

Sous l'épiderme glabre et faiblement cutinisé, l'écorce renferme un grand nombre de cellules scléreuses, isolées ou groupées, et de cellules à mâcles sphériques; elle contient des méristèles à arc fibreux externe. La stèle a dans son péricycle des arcs fibreux séparés par du parenchyme. Le liber secondaire a des paquets de fibres disposés en quatre couches dans une tige de deux ans, en six ou huit couches dans une tige de trois ou quatre ans. En en traversant l'épaisseur, les rayons se dilatent en éventail vers l'extérieur, comme dans les Tiliacées. Le bois secondaire est normal, avec de grands rayons plurisériés et sans couches annuelles bien nettes.

Le périderme s'y forme de bonne heure dans l'exoderme et non dans l'épiderme comme chez les Godoyers. Le liège épaissit et lignifie ses membranes sur les faces internes et latérales en forme d'U. Le phelloderme se réduit à quelques assises de parenchyme.

La moelle, qui lignifie de bonne heure les membranes de ses cellules, renferme des faisceaux qui sont fibro-vasculaires, comme ceux des Godoyers et de la Planchonelle, mais qui en diffèrent à la fois par leur disposition et par leur structure. Ils sont, en effet, très nombreux et disséminés dans toute l'épaisseur de la moelle, à l'exception d'une petite plage centrale qui en est dépourvue. En outre, le faisceau vasculaire centripète externe n'y est pas bordé de cellules médullaires à membrane cellulosique ; il est directement enveloppé sur les flancs par le faisceau fibreux, dans le bord externe duquel il est comme encastré et dont il se distingue difficilement. C'est au point que, si l'on n'était

pas averti par la connaissance préalable de la structure des Godoyers, on pourrait croire que le faisceau est exclusivement fibreux. Le groupe vasculaire n'est pas toujours situé du côté externe; on le trouve aussi du côté interne ou sur l'un des flancs du faisceau fibreux; l'orientation est donc ici assez variable. Ainsi constitués, ces faisceaux médullaires traversent les nœuds de la tige en demeurant indépendants des faisceaux libéroligneux de la stèle et sans contribuer à la formation des feuilles.

Par la structure de la tige, tout aussi bien que par la morphologie externe, les Rhytidanthères se séparent donc déjà nettement des Godoyers et de la Planchonelle.

La feuille est pétiolée, composée pennée avec impaire, à quatre paires de folioles latérales sessiles, munie de larges stipules coriaces et persistantes. Chaque stipule porte à sa base, dressée à son aisselle, une frange de cils noirs sécréteurs, comme dans les deux genres précédents, mais que sa persistance permet d'apercevoir plus facilement. Ici, comme dans les Godoyers, ces cils supra-stipulaires ont échappé à l'attention des observateurs précédents, en particulier de Planchon.

La feuille prend à la tige toutes les méristèles corticales présentes au nœud considéré, en même temps qu'une méristèle médiane échappée de la stèle au nœud même. Dans le pétiole général, ces méristèles se disposent en une courbe fermée, où la zone fibreuse péridesmique est reliée au bois par la sclérose des rayons libériens, renfermant dans le parenchyme interne quatre arcs superposés de faisceaux libéroligneux, qui sont inverses dans l'arc inférieur, directs dans le second, inverses dans le troisième et de nouveau directs dans le supérieur. L'arc inférieur compte sept faisceaux côte à côte, les autres cinq. La même disposition se retrouve dans chaque pétiolule, mais simplifiée, avec deux arcs internes superposés seulement, l'inférieur inverse, le supérieur direct.

Dans le limbe, l'épiderme, qui lignifie ses membranes

sans les gélifier, n'a de stomates qu'en bas. L'écorce est fortement palissadique unisériée en haut, lacuneuse en bas; elle est traversée en tous sens, mais surtout transversalement, par de nombreuses sclérites rameuses et lignifiées, qui s'appuient d'un côté sur les fibres des méristèles et de l'autre vont toucher l'épiderme, sous lequel elles rampent quelque peu. Les méristèles latérales sont réunies à l'épiderme par la sclérose d'une étroite bande d'écorce interposée entre lui et leurs arcs fibreux, en un mot, sont cloisonnantes. Dans leurs intervalles, d'autres méristèles plus petites sont plongées dans l'écorce parenchymateuse.

Tout autant que par les feuilles composées, les Rhytidanthères se distinguent des deux genres précédents par les sclérites du limbe.

2. *Inflorescence. Structure du pédoncule floral et de ses ramifications.* — Comme celle de la Rhytidanthère splendide, décrite et figurée par Planchon, l'inflorescence de la R. sillonnée est une panicule terminale (1). Sous ce rapport, ce genre ressemble plus à la Planchonelle qu'aux Godoyers. Vers sa base, le pédoncule floral porte plusieurs larges bractées stériles, coriaces et persistantes, munies de stipules à franges de cils sécréteurs, tandis que les bractées mères de la région supérieure sont caduques.

Au-dessus de la dernière feuille végétative, c'est-à-dire à la base même du pédoncule floral, les faisceaux médullaires de la tige, qui sont, comme on l'a vu, fibro-vasculaires, nombreux, disséminés et diversement orientés, se prolongent, mais en subissant une brusque transformation, pareille à celle qui a lieu chez les Godoyers. Ils deviennent ainsi autant de faisceaux cribro-vasculaires, à plage criblée bordée d'un arc fibreux, disséminés ou rangés en quatre cercles irréguliers dans la zone périphérique de la moelle, et

(1) L'unique échantillon de R. odorante que j'ai pu examiner porte, il est vrai, à l'aisselle d'une feuille tombée, une grappe simple spiciforme. Mais il est probable que c'est là une disposition accidentelle et que l'inflorescence normale est, ici aussi, une panicule terminale.

diversement orientés ; la région centrale seule en est dépourvue. Cette disposition se maintient dans toute la longueur du pédoncule ; mais les faisceaux médullaires diminuent de nombre vers le haut, où ils se réduisent progressivement à deux cercles irréguliers.

Elle se retrouve aussi dans les branches du pédoncule, avec un nombre moindre de faisceaux, alors tous inverses, qui y sont distribués sur un cercle unique, rappelant ainsi la disposition offerte par le pédoncule général chez les Godoyers. Ce cercle est subdivisé en cinq arcs, qui se raccordent bord à bord avec les cinq arcs correspondants du cercle normal. Enfin, elle cesse complètement dans les pédicelles, où la stèle reprend, dès la base, sa structure normale. Cela vient de ce que, dans ce genre, les pédicelles sont dépourvus de bractée propre et articulés à la base même.

3. *Fleur et fruit.* — Le calice a cinq sépales libres en préfloraison imbriquée, caducs et très inégaux, les deux externes courts, le troisième moyen, les deux internes très grands recouvrant complètement la corolle dans le bouton. Chaque sépale porte à sa base, dressée à son aisselle, une frange de cils sécréteurs résinifères. En un mot, la conformation du calice est toute pareille à celle des Godoyers.

La corolle a cinq pétales libres, égaux, en préfloraison tordue. L'androcée se compose de nombreuses étamines libres, issues de ramification ; en un mot, il est méristémone. D'après Planchon, la R. splendide aurait de 18 à 20 étamines ; j'en ai compté jusqu'à 55 dans la R. odorante. L'étamine a un filet court, de 1 à 2 millimètres, et une anthère longue de 1 centimètre, ridée transversalement, à quatre sacs polliniques s'ouvrant par deux pores au sommet. Le pistil a cinq carpelles, fermés et concrescents dans toute leur longueur en un ovaire à cinq loges complètes à placentation axile, surmonté d'un style court, terminé par cinq petites dents. Dans l'angle interne de chaque loge, les bords libres et réfléchis en dehors du carpelle correspondant portent sur leur renflement terminal plusieurs rangées d'ovules ana-

tropes, à nucelle persistant jusqu'après la formation de l'œuf et bitegminés.

Ainsi conformée, la fleur des Rhytidanthères diffère de celle des Godoyers et de la Planchonelle par la méristémonie de l'androcée. Elle s'éloigne, en outre, de celle de la Planchonelle par la conformation toute différente du calice.

Les exemplaires que j'ai eus à ma disposition ne portaient pas de fruits mûrs, en voie de déhiscence. Planchon a figuré celui de la R. splendide comme ayant la même conformation et le même mode de déhiscence que celui des Godoyers, avec cette différence pourtant, non mentionnée par lui, que les cinq valves se détachent ici du pédicelle à la base, séparation qui n'a pas lieu chez les Godoyers (1). J'ai cependant quelques doutes à ce sujet. Sur un fruit fusiforme très avancé, mais encore fermé, de la R. odorante, mesurant 5 centimètres de long sur 7 millimètres de large, la zone scléreuse du péricarpe, formée de deux couches, l'externe à fibres longitudinales, l'interne à fibres transversales, se continue, en effet, sur toute la cloison et même se recourbe en dehors dans l'angle interne sur le bord réfléchi du carpelle jusqu'au renflement ovulifère marginal. Il semble donc qu'ici, après la formation de la fente dans la lame moyenne de la cloison, les valves séparées ne pourront pas laisser de cordon séminifère au centre et devront porter elles-mêmes les graines sur leurs bords. Celles-ci ne sont d'ailleurs pas encore connues.

4. *Résumé.* — En résumé, le genre Rhytidanthère se distingue des deux précédents par le grand nombre et la dissémination des faisceaux médullaires dans la tige et dans le pédoncule floral, par les feuilles composées pennées à limbe pourvu de sclérites et par l'androcée méristémone. Des Godoyers, il diffère, en outre, par l'origine exodermique du périderme, par l'inflorescence en panicule, et, si la chose est exacte, par la séparation basilaire des valves du fruit.

(1) Planchon, *loc. cit.*, pl. XIX, fig. 2 et 3.

De la Planchonelle, il se distingue, en outre, par la conformation toute différente du calice. Son autonomie se trouve donc bien établie.

## 9. Genre Cespédésie.

Le genre Cespédésie (*Cespedesia*) a été créé par Goudot, en 1844, pour une plante (n° 19) récoltée par lui en Colombie, qu'il a nommée C. de Bonpland (*C. Bonplandi* Goudot) (1). Peu de temps après, en 1846, Planchon y a rattaché la plante du Pérou décrite en 1794, par Ruiz et Pavon, sous le nom de *Godoya spatulata*, qui est devenue ainsi la C. spatulée (*C. spatulata* [Ruiz et Pavon] Planchon) (2). Il y faut rapporter aussi l'espèce récoltée par Bonpland en 1801, dans la province de Mariquita, en Colombie (n° 1741), nommée par lui *Godoya repanda* et décrite sous ce nom par Kunth en 1825 (3), que Goudot a identifiée à tort avec la C. de Bonpland et qui sera désormais la C. sinuée (*C. repanda* [H. B. Kunth] v. T.). Enfin, Seemann a découvert à Panama et décrit, en 1852, une quatrième espèce du même genre, sous le nom de C. macrophylle (*C. macrophylla* Seemann) (4).

A ces quatre espèces connues, il y a lieu tout d'abord d'en ajouter deux nouvelles.

Weddell a trouvé au Brésil méridional, en 1843-44, une plante de ce genre (n° 3027), que Mors a récoltée aussi plus tard, en 1860, dans la même province de Santa Catharina. Identifiée par Tulasne avec la C. de Bonpland dans l'Herbier du Muséum, elle s'en distingue nettement par ses feuilles munies de larges stipules persistantes, atténuées en pointe au sommet et non arrondies, moins grandes, mesurant 25 à 30 centimètres de long sur 5 à 6 centimètres de large, au lieu de 40 à

(1) Goudot, *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 3e série, II, p. 368, 1844.

(2) Planchon, *loc. cit.*, p. 647, 1846. Cette plante a été figurée par Ruiz et Pavon en 1802, dans le t. IV inédit de la *Flora peruviana*, pl. CCCLXXIX.

(3) Kunth, *Nova genera et spec. plant.*, VII, p. 277, 1825.

(4) Seemann, *Bot., voy. Herald*, p. 97, 1852-57.

50 centimètres de long sur 13 à 15 centimètres de large. Ce sera la C. du Brésil (*C. brasiliana* v. T.).

Spruce a récolté au Pérou oriental, en 1856, une autre espèce du même genre (n° 4831), rapportée par lui avec doute à la C. spatulée, dont elle diffère par ses feuilles munies de larges stipules persistantes, atténuées et non arrondies au sommet, à limbe décurrent sur le pétiole jusqu'à sa base, plus petites, mesurant seulement 15 à 20 centimètres de long sur 3 à 4 centimètres de large, et aussi par sa panicule moins longue, parfois même plus courte que les feuilles et surtout beaucoup moins étalée. Ce sera la C. de Spruce (*C. Sprucei* v. T.).

Composé actuellement de ces six espèces, le genre Cespédésie se trouve répandu à la fois au Pérou, en Colombie, à Panama, et au Brésil. A l'exception de la C. macrophylle, que je n'ai pas encore pu examiner, je les ai étudiées toutes sur les échantillons originaux (1).

Ce sont de grands et beaux arbres à feuilles caduques, isolées suivant 2/5, rapprochées en rosette à l'extrémité des rameaux, simples, pétiolées et stipulées, à larges stipules, tantôt caduques (C. sinuée, de Bonpland, spatulée), tantôt persistantes et coriaces (C. du Brésil, de Spruce), portant chacune à sa base, dressée à son aisselle, une frange de cils sécréteurs. Ici, comme dans les trois genres précédents, ces franges stipulaires n'ont été aperçues ni par Goudot, ni par Planchon, mais elles ont été signalées par Bentham et Hooker en 1862 (2). Le limbe est ovale, progressivement

(1) L'herbier du Muséum ne possède pas, il est vrai, l'exemplaire original de la C. spatulée. Provenant de l'herbier de Pavon, il appartient à l'herbier Boissier. J'en dois la communication à l'obligeance de M. W. Barbey. J'ai pu m'assurer ainsi que les échantillons récoltés au Pérou par Pœppig, en 1832, et distribués sous le n° 1287, appartiennent bien à cette espèce et peuvent tenir lieu du type.

De même, en comparant à l'exemplaire original de la C. étalée (Bonpland n° 1741) les échantillons rapportés par Linden en 1843 (n° 1176) et par Triana en 1851-57 (sans n°) de la même province de Mariquita, en Colombie, je me suis assuré qu'ils représentent bien la même espèce et peuvent tenir lieu de l'original.

(2) Bentham et Hooker, *Genera plant.*, I, p. 316 et p. 320, 1862.

atténué à la base et décurrent sur le pétiole, tantôt arrondi (C. sinuée, de Bonpland, spatulée), tantôt atténué au sommet (C. du Brésil, de Spruce), à bord crénélé, chaque crénelure se terminant par une petite dent pointue dans l'échancrure qui la sépare de la crénelure suivante et portant sur son bord convexe trois dents plus petites ; il est penninerve, à nervures latérales obliques aboutissant aux petites dents des échancrures, reliées transversalement par des nervures parallèles très fines et très rapprochées, visibles sur les deux faces, surtout en bas où elles sont imprimées en creux.

1. *Structure de la tige et de la feuille.* — La tige a sa surface marquée par les grandes cicatrices arrondies des pétioles tombés, et par les larges cicatrices en arcs des stipules caduques ; les lenticelles ne s'y forment qu'assez tard. Sous l'épiderme glabre, l'écorce renferme des cellules scléreuses et des cellules à mâcles sphériques ; on y voit, disposées en un seul cercle, de nombreuses méristèles en voie de division, munies chacune d'un arc fibreux externe. Le péricycle a ses arcs fibreux séparés par du parenchyme, mais très rapprochés. Le liber secondaire a deux couches de faisceaux fibreux dans la branche d'un an. Le bois secondaire est normal, avec grands rayons plurisériés.

La périderme se forme de bonne heure dans l'exoderme, comme chez la Planchonelle et les Rhytidanthères, et non dans l'épiderme, comme chez les Godoyers. Le liège épaissit médiocrement tout autour et lignifie les membranes de ses cellules. Le phelloderme se réduit à une seule assise.

La moelle, qui est large et conserve ici ses membranes cellulosiques, renferme un grand nombre de faisceaux disséminés dans toute sa masse, comme chez les Rhytidanthères, parfois groupés en deux cercles irréguliers (C. spatulée), mais ces faisceaux ont une constitution bien différente. Chacun d'eux se compose d'un gros paquet fibreux offrant, dans une échancrure de son bord, une petite plage claire, formée de quelques tubes criblés et de quelques cellules de

parenchyme interposées, en un mot, un petit faisceau criblé. Le faisceau double est donc ici *fibro-criblé* et non fibro-vasculaire, comme dans les trois genres précédents. En outre, le faisceau criblé y est situé le plus souvent sur le bord interne, avec développement centrifuge, tandis que, dans les genres précédents, le faisceau vasculaire était situé sur le bord externe, avec développement centripète. Toutefois, il arrive aussi que l'échancrure criblée est située sur le bord externe ou sur l'un des côtés du faisceau fibreux. Son orientation est donc assez variable. Elle manque d'ailleurs quelquefois, dans les faisceaux les plus étroits, qui sont alors exclusivement fibreux.

La feuille prend à la tige toutes les méristèles corticales présentes au nœud considéré et, en outre, une méristèle médiane séparée au nœud même. Dans le pétiole, toutes ces méristèles s'unissent en une courbe fermée, où la couche fibreuse péridesmique est reliée au bois par la sclérose des rayons, et cette courbe renferme dans son parenchyme interne de nombreux faisceaux libéroligneux, disposés côte à côte en quatre arcs superposés : l'inférieur a, par exemple, dans la C. du Brésil, quinze faisceaux et il est inverse ; le second en a onze et il est direct ; le troisième n'en a que trois et il est inverse ; le supérieur en a sept et il est direct. La même disposition se retrouve dans la nervure médiane du limbe, mais un peu simplifiée ; on y voit encore les quatre arcs internes, alternativement inverses et directs, mais l'inférieur a sept faisceaux seulement, le second trois, le troisième un seul et le supérieur deux.

Dans le limbe, l'épiderme non gélifié n'a de stomates qu'en bas. L'écorce, palissadique bisériée en haut, lacuneuse en bas, est traversée en tous sens par de très nombreuses sclérites ramifiées, qui se rendent aux épidermes, sous lesquels elles rampent plus ou moins loin. Les méristèles latérales ont leurs arcs fibreux séparés de l'épiderme par du parenchyme, en un mot, ne sont pas cloisonnantes ; sur la face supérieure, les cellules qui bordent l'arc fibreux contiennent

chacune une mâcle sphérique, formant ainsi une bande de cristarque endodermique.

Par le grand nombre et la dissémination des faisceaux médullaires de la tige et par les sclérites de l'écorce du limbe foliaire, les Cespédésies ressemblent aux Rhytidanthères plus qu'aux Godoyers et à la Planchonelle. Elles en diffèrent par la structure fibro-criblée et non fibro-vasculaire des faisceaux médullaires, ainsi que par le non cloisonnement des méristèles du limbe. Des Godoyers, elles s'éloignent, en outre, par l'origine exodermique du périderme.

2. *Inflorescence. Structure du pédoncule floral et de ses ramifications.* — L'inflorescence des Cespédésies est une grappe terminale composée à trois ou quatre degrés, c'est-à-dire une panicule, plus ou moins grande et plus ou moins étalée suivant les espèces. Ainsi, dans la C. de Spruce, elle est plus courte que les feuilles, ne mesurant que 18 centimètres de long, tandis que les feuilles ont 25 centimètres, et les branches primaires sont courtes et rapprochées sur le pédoncule. Dans la C. sinuée, elle est aussi longue que les feuilles, dépassant 40 centimètres de long, et les branches primaires sont longues et distantes sur le pédoncule. Elle est plus longue et plus large encore dans C. spatulée, mais c'est dans la C. de Bonpland qu'elle atteint sa plus grande dimension. A sa base, le pédoncule mesure 13 à 15 millimètres d'épaisseur ; ses branches primaires, très flexueuses, ont jusqu'à 50 centimètres de longueur et portent des branches secondaires, grêles et flexueuses aussi, mesurant plus de 20 centimètres de longueur.

Partout, le pédoncule offre à sa base quelques larges bractées persistantes, formées chacune de trois pièces côte à côte : la médiane, plus petite et triangulaire, a sa base nue et offre à son aisselle un petit bourgeon, qui poursuivra plus tard en sympode la végétation de la branche ; c'est le limbe avorté de la feuille ; les deux latérales, beaucoup plus grandes, en sont les stipules et, comme telles, portent chacune à sa base, dressée à son aisselle, une frange de cils sécréteurs.

C'est sur ces écailles que la présence de ces cils a été signalée pour la première fois par Goudot, en 1844, et bientôt après par Planchon, en 1846. Mais ni l'un ni l'autre n'ont remarqué la nature stipulaire de ces écailles, et que c'est en tant que stipules qu'elles portent cette frange de cils, dont l'existence constante sur les stipules des feuilles leur avait échappé.

Plus haut, les bractées mères des branches de divers ordres sont également stipulées, à stipules munies d'une frange sécrétrice, mais tombent de très bonne heure.

Les rameaux de l'avant-dernier ordre sont très courts et portent, rapprochés en ombelle pauciflore presque sessile, les rameaux du dernier ordre, qui sont les pédicelles. Ceux-ci sont dépourvus de bractée propre et articulés à la base même, où ils se détachent plus tard.

Immédiatement au-dessus de la dernière feuille, c'est-à-dire dès qu'ils pénètrent dans le pédoncule floral, les faisceaux médullaires de la tige, qui sont, comme on l'a vu, fibro-criblés, nombreux, disséminés et diversement orientés, subissent un brusque changement, et cette transformation est pour ainsi dire complémentaire de ce qu'elle est dans les genres précédents. Pendant que la plage criblée, située d'ordinaire sur le bord interne, s'élargit en demeurant bordée en dedans par un arc fibreux, ce sont, en effet, les vaisseaux qui font leur apparition sur son bord externe, où ils forment un faisceau centripète, bordé aussi en dehors par un arc fibreux. Les faisceaux cribro-vasculaires ainsi constitués, tout pareils à ceux des trois genres précédents, avec cette différence qu'ils ont, comme les faisceaux du cercle normal, un arc fibreux autour de la plage vasculaire comme autour de la plage criblée, sont disposés en quatre cercles très irréguliers dans la zone périphérique de la moelle et diversement orientés. Ceux du cercle externe sont directs; ceux du second inverses, ceux du troisième directs, ceux du quatrième inverses ; mais il y a aussi des orientations latérales.

Dans les branches du premier ou du second ordre du pédoncule général, on les retrouve, mais moins nombreux et ne formant que deux ou un seul cercle, inversement orienté, à la périphérie de la moelle. Quant au pédicelle, il est, dans toute sa longueur, dépourvu de faisceaux médullaires et réduit au cercle normal, parce que, dans ce genre, où il ne porte pas de bractée, il est articulé à sa base même.

Par suite de cette transformation complémentaire des faisceaux médullaires, le pédoncule floral et ses diverses ramifications se trouvent posséder la même structure chez les Cespédésies que chez les Rhytidanthères, malgré la différence d'organisation initiale de la tige qu'ils terminent.

3. *Fleur, fruit et graine.* — Le calice a cinq sépales en préfloraison quinconciale, égaux, courts, concrescents dans leur partie inférieure, dépourvus de frange ciliée, persistants et n'entourant que la base de la corolle dans le bouton, qui est arrondi. Il est donc conformé tout autrement que chez les Godoyers et les Rhytidanthères, et même que chez la Planchonelle, puisqu'il est gamosépale et persistant.

La corolle a cinq pétales alternes, libres, égaux, de couleur jaune, en préfloraison tordue. L'androcée a de nombreuses étamines, j'en ai compté jusqu'à soixante-quinze dans la C. du Brésil, issues de ramification ; il est méristémone. Rangées également tout autour du pistil dans le bouton, les étamines se trouvent, après l'épanouissement, rejetées toutes du côté postérieur, en même temps que le pistil se recourbe en arrière dans le plan de symétrie ; d'où résulte pour la fleur une zygomorphie marquée, rappelant celle des Luxembourgiées. Chaque étamine a un filet grêle et une longue anthère, à quatre sacs polliniques, s'ouvrant par deux pores au sommet ; le filet est tantôt aussi long que l'anthère (C. spatulée), tantôt deux fois plus long (C. du Brésil).

Le pistil est formé de cinq carpelles, fermés et concrescents dans toute leur longueur en un ovaire à cinq loges à placentation axile, surmonté d'un style à stigmate entier. La

fermeture des carpelles n'est pas tout à fait complète, les cloisons en forme de T se rapprochant seulement au centre sans s'y souder. Les deux bords libres et réfléchis en dehors de chaque carpelle portent, sur leur renflement terminal, plusieurs rangées d'ovules anatropes, à nucelle persistant jusqu'à la formation de l'œuf et bitegminés.

Par la méristémonie de l'androcée, les Cespédésies s'éloignent des Godoyers et de la Planchonelle, pour se rapprocher des Rhytidanthères. Par la conformation du calice, elles s'éloignent, au contraire, des Godoyers et des Rhytidanthères, pour se rapprocher de la Planchonelle. En d'autres termes, au point de vue du calice, c'est par la Planchonelle que les Cespédésies se relient aux Godoyers ; au point de vue de l'androcée, c'est par les Rhytidanthères, la corolle et le pistil étant conformés de la même manière dans les quatre genres.

Le fruit, à la base duquel le calice persiste quelque temps, mais non jusqu'à la maturité, est une capsule, terminée en pointe par le style persistant. La zone scléreuse du péricarpe, composée de fibres longitudinales en dehors et de fibres transversales en dedans, forme aussi dans chaque cloison deux couches, séparées par une lame de parenchyme, et qui cessent vers la moitié du rayon. Aussi la déhiscence s'opère-t-elle, comme dans les Godoyers, par le dédoublement des cloisons et la séparation des bords placentaires, en cinq valves à bord membraneux stérile et cinq cordons alternes séminifères. Valves et cordons demeurent d'abord réunis à la base par le pédicelle, au sommet par le style persistant, et la capsule a la forme d'une lanterne. Plus tard, les valves se séparent du pédicelle à leur base en demeurant unies au sommet ; plus tard encore, elles se séparent aussi au sommet et ne tiennent plus que par les cinq cordons internes.

Sur chaque cordon, les graines sont serrées en très grand nombre et très petites, avec une forme remarquable. Le tégument externe, formé d'une seule assise, s'y prolonge,

en effet, vers le haut et vers le bas en une aile étroite, blanche et transparente, mesurant jusqu'à 1 centimètre de chaque côté; en sorte que la graine totale mesure 2 centimètres de long sur moins de 1 millimètre de large. Dans sa partie centrale opaque, sous un tégument formé de deux assises, l'externe à parois minces et incolores bombées en dehors, l'interne à membranes épaissies et rouge brun, se trouve un petit embryon à deux cotyles plan-convexes, entouré d'un albumen composé de cinq assises cellulaires, l'un et l'autre aleuriques et oléagineux, sans trace d'amidon. L'embryon est incombant au raphé.

4. *Résumé.* — En résumé, le genre Cespédésie se distingue des trois genres précédents : dans le corps végétatif, par la structure fibro-criblée et non fibro-vasculaire des faisceaux médullaires de la tige, ainsi que par le non cloisonnement des méristèles dans le limbe de la feuille; dans l'organisation florale, par le calice gamosépale persistant. Le grand nombre et la dissémination des faisceaux médullaires de la tige, ainsi que la méristémonie de l'androcée, le rapprochent des Rhytidanthères plus que des Godoyers et de la Planchonelle ; la brièveté du calice et l'absence de franges sécrétrices sur les sépales le rapprochent, au contraire, plus de la Planchonelle que des Godoyers et des Rhytidanthères. C'est donc un genre bien autonome.

## 10. Genre **Fourniérie**.

P. Lévy a découvert, en juin 1870, au Nicaragua, dans les bois des Chontales, à 600 mètres de hauteur, un arbuste grimpant (n° 467), que E. Fournier a rapporté au genre *Godoya* en le nommant, dans l'Herbier du Muséum, *G. scandens*, mais qui n'est pas compris dans les trois articles, publiés en 1872 et 1880, de son *Sertum nicaraguense*. Par son calice court, gamosépale, persistant et dépourvu de cils, ainsi que par son androcée méristémone, la plante diffère des Godoyers et ressemble aux Cespédésies. Elle s'en éloigne

par ses feuilles, qui sont membraneuses, par son inflorescence, qui est une longue grappe spiciforme d'ombellules composées et non une large panicule, et par son calice, qui persiste autour de la base du fruit jusqu'à la maturité. En outre, par son port, elle diffère à la fois des quatre genres précédents, qui sont de grands arbres. On doit donc la regarder comme le type d'un genre distinct, plus voisin des Cespédésies que des trois autres. En mémoire de E. Fournier, qui a commencé la publication des plantes de P. Lévy et contribué ainsi à faire connaître la flore du Nicaragua, je le nommerai Fourniérie (*Fournieria* v. T.) et l'espèce sera la F. grimpante (*F. scandens* v. T.).

La tige, assez épaisse, porte, rapprochées au sommet, un bouquet de grandes feuilles isolées, caduques, simples, pétiolées, munies de grandes stipules persistantes, ayant chacune à son aisselle une frange de cils sécréteurs, comme dans les genres précédents. Les stipules mesurent 4$^{cm}$,5 à 5 centimètres de long sur 5 millimètres de large, et leurs cils jusqu'à 10 millimètres de long.

Le limbe est mince et membraneux, ovale, atténué à la base, et décurrent sur le pétiole, terminé en pointe au sommet, à bord denté non seulement aux extrémités des nervures latérales, mais dans leurs intervalles, chacun de ceux-ci portant trois dents plus petites ; il est penninerve, à nervures latérales saillantes sur les deux faces, à petites nervures transversales saillantes aussi surtout en bas ; il mesure 40 à 45 centimètres de long sur 9 à 12 centimètres de large.

1. *Structure de la tige et de la feuille.* — Sous l'épiderme glabre, la tige a une écorce épaisse, sans cellules scléreuses, avec quelques rares cellules à mâcles sphériques, renfermant un grand nombre, jusqu'à seize méristèles, quelques-unes en voie de division, disposées en un seul cercle et munies d'un arc fibreux externe. Le péricycle a ses faisceaux fibreux rapprochés, mais séparés par du parenchyme. Le liber secondaire est encore tout entier mou, dépourvu de faisceaux fibreux stratifiés, dans la seule branche de moins d'un an

que j'ai pu examiner. Le bois secondaire est normal, mais peu développé. Cette absence des fibres libériennes, qui n'est sans doute qu'un retard, et ce faible développement du bois sont en rapport avec la végétation grimpante de la tige.

Le périderme prend naissance tout d'abord dans l'épiderme ; mais il paraît être de courte durée, car bientôt on voit se former dans l'exoderme un second périderme, dont le liège épaissit et lignifie ses membranes également tout autour.

La moelle est large et ses grandes cellules conservent leurs membranes cellulosiques. Elle renferme, comme dans les Cespédésies, un grand nombre de faisceaux disséminés et ces faisceaux sont aussi fibro-criblés et non fibro-vasculaires. Mais ici les faisceaux sont très étroits et la plage criblée en occupe le centre, entourée seulement d'une ou deux assises fibreuses, sans échancrure marginale. Elle peut d'ailleurs manquer, dans les faisceaux les plus grêles, qui sont entièrement fibreux.

La feuille prend à la tige les nombreuses méristèles situées dans l'écorce au nœud considéré, comme il a été dit plus haut, et en outre une méristèle médiane séparée de la stèle au nœud même. Dans le pétiole, toutes les méristèles se groupent en une courbe fermée, contenant dans son parenchyme interne quatre arcs superposés : l'inférieur est inversement orienté, le second direct ; le troisième, réduit à un seul faisceau, est inverse, le supérieur direct. C'est la même disposition que dans les Cespédésies.

Dans le limbe, qui est très mince, l'épiderme n'est pas gélifié et n'a de stomates qu'en bas. L'écorce, à peine palissadique en haut, renferme un très grand nombre de sclérites rameuses, qui la traversent en tous sens et vont ramper sous l'épiderme. Les méristèles ne sont pas cloisonnantes et portent en haut, contre leur arc fibreux, une assise de cellules à mâcles sphériques, en un mot une bande de cristarque endodermique.

Par la végétation grimpante de la tige, par le retard dans la formation des fibres du liber secondaire de la jeune branche, par l'origine épidermique du premier périderme, par la position centrale de la plage criblée des faisceaux médullaires, par la persistance des stipules, enfin par la minceur du limbe qui en rend l'écorce presque homogène, le corps végétatif de la Fourniérie diffère déjà notablement de celui des Cespédésies.

2. *Inflorescence. Structure du pédoncule floral et de ses ramifications.* — L'inflorescence est une grappe terminale spiciforme d'ombellules composées, en forme de longue queue. Le pédoncule, aussi long que les feuilles, mesurant environ 40 centimètres, porte, espacés sur ses flancs, de très courts rameaux qui, dans la région supérieure, produisent directement les pédicelles, rapprochés en ombellule, mais, dans la région inférieure, se ramifient encore une fois avant de les porter; les ombellules presque sessiles sont donc composées dans le bas, simples dans le haut. Dépourvus de bractée propre, les pédicelles sont articulés à la base même. Bien différente d'aspect de celle des autres genres, cette inflorescence caractérise nettement le genre Fourniérie.

Au-dessus de la dernière feuille, c'est-à-dire à la base du pédoncule floral, les faisceaux médullaires de la tige, pareils, comme on sait, à ceux des Cespédésies, à cette différence près que le faisceau criblé y est central, subissent aussi la même brusque transformation. Ils grossissent beaucoup, acquièrent un paquet de vaisseaux qu'ils n'avaient pas et deviennent autant de faisceaux cribro-vasculaires ayant, comme ceux du cercle normal, un arc fibreux autour de la région criblée et un autre autour de la région vasculaire. Aussi trouve-t-on, dans le pédoncule floral, un grand nombre de pareils faisceaux disséminés dans la zone périphérique de la moelle, où ils forment trois cercles très irréguliers. Ceux du cercle externe ont le liber en dedans, le bois en dehors, en un mot, sont inverses; ceux du cercle moyen sont, au contraire, directs; ceux du cercle interne sont

de nouveau inverses. Çà et là, les faisceaux du cercle externe se tournent latéralement et, s'insinuant entre les faisceaux du cercle normal, ils viennent se souder bord à bord avec eux. Çà et là aussi, les faisceaux du cercle moyen se tournent latéralement et se rapprochent de ceux du cercle interne en formant avec eux une petite courbe fermée. Outre les orientations inverse et directe, il y en a donc aussi de latérales. Le pédicelle floral, qui est ici dépourvu de bractée et articulé à sa base même, ne possède pas trace de faisceaux médullaires ; il offre dans toute sa longueur la structure normale.

3. *Fleur et fruit.* — Le calice est gamosépale, dépourvu de cils sécréteurs, court et n'entourant que la base de la corolle dans le bouton, qui est arrondi, tout semblable, en un mot, à celui des Cespédésies, mais plus coriace et persistant sous la base de l'ovaire jusqu'à la maturité du fruit. La corolle a cinq pétales alternes, libres et assez grands, mesurant 22 millimètres de long sur 15 millimètres de large. L'androcée a un grand nombre d'étamines, issues de ramification, toutes rejetées, lors de l'épanouissement, du côté postérieur de la fleur, rendue par là zygomorphe, comme dans les Cespédésies. Chaque étamine a un filet grêle, deux fois aussi long que l'anthère, mesurant 10 millimètres tandis que l'anthère n'a que 4 à 5 millimètres ; l'anthère a quatre sacs polliniques s'ouvrant par deux pores au sommet. Le pistil est arqué en arrière du côté des étamines dans le plan de symétrie, ce qui augmente encore la zygomorphie de la fleur. Il se compose de cinq carpelles fermés et concrescents dans toute leur longueur en un ovaire à cinq loges à placentation axile, surmonté d'un style à stigmate indivis. La fermeture des carpelles n'est pas complète au centre, les cloisons en forme de T ne s'y rejoignant pas tout à fait. Sur chacun de leurs bords réfléchis en dehors et renflés, elles portent plusieurs rangs d'ovules anatropes à nucelle persistant et à deux téguments.

Je n'ai pas pu étudier le fruit mûr de cette plante ; mais,

à en juger par l'ovaire, qui offre, comme dans les genres précédents, au milieu de l'épaisseur de chaque cloison, une lame d'un tissu spécial, il est probable que c'est, ici aussi, une capsule septicide à cinq cordons séminifères alternes.

4. *Résumé.* — En résumé, le genre Fourniérie ressemble aux Cespédésies plus qu'à tout autre des genres précédents. Il s'en distingue surtout par son mode de végétation et par le retard qui en résulte dans la formation des faisceaux fibreux du liber secondaire, par l'origine épidermique du premier périderme, par la position centrale de la plage criblée dans les faisceaux médullaires de la tige, par l'inflorescence en queue et par la persistance du calice à la base du fruit. C'est assez pour en justifier l'autonomie.

## II. — TRIBU DES GODOYÉES.

Ensemble les cinq genres qu'on vient d'étudier composent, dans la famille des Luxembourgiacées, une seconde tribu, les *Godoyées*, caractérisée à la fois : dans la tige, par la stratification du liber secondaire et par la présence de faisceaux médullaires, fibro-vasculaires ou fibro-criblés ; dans le pédoncule floral, par la présence de faisceaux médullaires à la fois cribro-vasculaires et fibreux ; dans la feuille, par la multiplicité des méristèles qu'elle prend à la tige, d'où résulte la présence de plusieurs arcs de faisceaux superposés dans le parenchyme central du pétiole et par les franges sécrétrices que portent les stipules ; dans la fleur, enfin, par la pentamérie du pistil.

Ce qui varie et sert à caractériser les genres, c'est : dans la tige, l'origine du périderme, la structure et la disposition des faisceaux médullaires ; dans la feuille, la présence ou l'absence de sclérites dans l'écorce du limbe ; dans la fleur, la forme de l'inflorescence, la conformation du calice, tantôt muni, tantôt dépourvu de franges sécrétrices, et la composition de l'androcée, tantôt diplostémone, tantôt méristémone.

Il convient ici d'insister un peu sur ces faisceaux médullaires d'introduction nouvelle, qui jouent un rôle important dans l'organisation de ces remarquables plantes (1). Quelles qu'en soient la structure et la disposition dans la tige, ils subissent, on l'a vu, au-dessus de la dernière feuille, en entrant dans le pédoncule floral, une brusque transformation, qui les grossit, les complète et les multiplie. S'ils avaient des vaisseaux, ils prennent des tubes criblés ; s'ils avaient des tubes criblés, ils prennent des vaisseaux. De différents qu'ils étaient suivant les genres, ils deviennent donc pareils chez tous, composés désormais de trois sortes d'éléments au lieu de deux, puisqu'ils sont cribro-vasculaires avec un arc fibreux bordant le faisceau criblé et parfois aussi un autre arc fibreux bordant le faisceau vasculaire.

Ainsi transformés et complétés, ils conservent pourtant leur disposition et leur orientation primitives ; ils demeurent rangés en un seul cercle et tous inverses chez les Godoyers et la Planchonelle, nombreux, disséminés et diversement orientés chez les Rhytidanthères, les Cespédésies et la Fournièrie. Ces faisceaux cribro-vasculaires se prolongent dans les diverses ramifications du pédoncule floral, jusqu'à l'articulation des pédicelles, où ils cessent ; si donc le pédicelle est articulé au-dessus de la base, il a des faisceaux médullaires dans sa région inférieure ; s'il est articulé à la base même, il en est exempt dans toute sa longueur. Dans le premier cas, on a cet exemple intéressant d'un pédicelle floral possédant, tout au moins dans sa région inférieure, une structure plus compliquée que la tige d'où il procède.

Il convient aussi d'insister un peu sur ces singulières franges sécrétrices qui, non seulement existent sur les stipules des feuilles et sur celles des bractées de toutes sortes, chez tous les genres de la tribu, mais encore se développent sur

(1) La structure des faisceaux médullaires de la tige et du pédoncule floral des Godoyées a fait l'objet d'un travail spécial, publié récemment dans un autre Recueil : *Sur les faisceaux médullaires de la tige et du pédoncule floral des Godoyées* (Journal de Botanique, XVIII, p. 53, février 1904).

les sépales du calice dans les deux genres Godoyer et Rhytidanthère (1). Aperçues dès 1794 sur les sépales du Godoyer obovale par Ruiz et Pavon, qui en ont bien soupçonné le rôle sécréteur puisqu'ils les ont rattachées aux nectaires, elles ont été vues, en 1844, sur les écailles protectrices des bourgeons de la Cespédésie de Bonpland par Goudot, qui a bien remarqué aussi l'enduit gommeux qui les empâte. Bientôt après, en 1846, Planchon, sans leur assigner aucun rôle et sans même y apercevoir « aucune trace d'organisation » (*loc. cit.*, p. 586), les a retrouvées sur les écailles basilaires de la panicule de la Cespédésie spatulée. Plus tard, en 1862, Bentham et Hooker les ont observées sur les stipules des Cespédésies. Mais aucun des auteurs précédents n'a signalé leur présence constante sur les stipules des feuilles et des bractées dans l'un et l'autre genre et, en conséquence, n'a remarqué que, si elles existent sur les écailles protectrices des bourgeons végétatifs ou floraux, c'est parce que ces écailles sont, en réalité, les stipules de bractées atrophiées ou avortées.

Puisqu'il est impossible de regarder les sépales des Godoyers et des Rhytidanthères comme de nature stipulaire, il faut bien admettre que la formation de ces franges sécrétrices se rattache ici à deux types ; dans l'un, elle est localisée sur les stipules, dans l'autre, sur le limbe même de la feuille. Le premier, qui s'étend à toutes les productions stipulaires de la plante, intéresse aussi tous les genres de la tribu. Le second, qui est limité aux sépales, n'est réalisé que par les deux genres Godoyer et Rhytidanthère.

Qu'il s'agisse de l'un ou de l'autre type, les cils en question ont toujours la même valeur morphologique et le même rôle physiologique.

Puisqu'il reçoit du système libéroligneux de la feuille une

(1) Stipulaires ou sépaliques, ces franges sécrétrices des Godoyées ont fait l'objet d'un travail spécial, publié récemment dans un autre Recueil : *Sur les franges sécrétrices des stipules et des sépales des Godoyées* (Journal de Botanique, XVIII, avril 1904).

petite méristèle qui le parcourt dans toute sa longueur, chacun d'eux est un segment de la feuille et la rangée de ces segments, insérés à la base même de la feuille, représente une sorte de ligule. Sur le calice, l'ensemble de ces franges correspond à ce qu'on appelle la couronne dans certaines corolles. Sur les stipules, elles sont sans autre exemple connu jusqu'à présent; en d'autres termes, c'est le premier exemple connu de ligule stipulaire ou, si l'on veut, de stipules ligulées. A ce titre, la tribu des Godoyées offre donc un intérêt particulier pour la Morphologie générale.

Quant à leur rôle physiologique, il consiste à sécréter une substance gommeuse ou résineuse, qui s'épanche au dehors, collant les unes aux autres d'abord les écailles stipulaires, puis les stipules proprement dites dans le bourgeon foliaire, agglutinant les uns aux autres les sépales du calice dans le bouton floral. Il est donc à la fois sécréteur et protecteur. Mais il ne s'exerce que dans le tout jeune âge, lorsque la pousse est à l'état de vie latente, dans le bourgeon foliaire ou dans le bouton floral.

Dans la tribu ainsi composée et caractérisée, pour définir sommairement les genres, on peut s'adresser soit à la structure du corps végétatif, soit à l'organisation florale.

D'après la structure et la disposition des faisceaux médullaires dans la tige, si l'on y joint l'origine différente du périderme, on obtient le tableau suivant :

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| GODOYÉES. Des faisceaux médullaires dans la tige, | fibro-vasculaires, | en un seul cercle. Périderme | épidermique. | *Godoyer.* |
| | | | exodermique. | *Planchonelle.* |
| | | nombreux et disséminés. Périderme exodermique ......... | | *Rhytidanthère.* |
| | fibro-criblés, à faisceau criblé | marginal. P. exodermique. | | *Cespédésie.* |
| | | central. P. épidermique.. | | *Fourniérie.* |

D'autre part, d'après l'organisation florale, ces cinq genres peuvent être caractérisés brièvement comme il suit :

Godoyées. Pistil pentamère. Calice
- couvrant la corolle, cilié et caduc. Étamines
  - dix, à anthère lisse. *Godoyer*, 2 esp.
  - nombreuses, à anthère ridée....... *Rhytidanthère*, 3 esp.
- court, non cilié et persistant. Étamines
  - dix.............. *Planchonelle*, 1 esp.
  - nombreuses.
    - Panicule . *Cespédésie*, 6 esp.
    - Grappe spiciforme . *Fourniérie*, 1 esp.

Ainsi constituée, avec ses cinq genres, dont trois nouveaux, comprenant ensemble treize espèces, dont sept nouvelles, la tribu des Godoyées est localisée dans l'Amérique tropicale, au Pérou, en Colombie, au Panama, au Nicaragua et au Brésil. Son aire géographique est donc beaucoup plus étendue que celle des Luxembourgiées.

## 11. Genre **Blastémanthe**.

Ph. de Martius a découvert au Brésil septentrional, au bord du lac Teffé près de Éga, province de Amazonas, une plante remarquable, qu'il a rattachée au genre Godoyer et qu'il a décrite en 1824 sous le nom de *Godoya gemmiflora* (1). Planchon y a reconnu, en 1846, le type d'un genre nouveau, qu'il a nommé Blastémanthe (*Blastemanthus*) et l'espèce est devenue le B. gemmiflore (*B. gemmiflorus* (Martius) Planchon) (2). Elle avait été récoltée antérieurement, dès 1834, par Pœppig dans la même localité (n° 2765).

Spruce a trouvé en 1851 au Brésil, dans la même province, au bord du Rio Negro, une seconde espèce du même genre (n° 2012), qu'il a nommée B. grandiflore (*B. grandiflorus* Spruce) et que M. Engler a décrite en 1876 (3).

A ces deux espèces il est tout d'abord nécessaire d'en ajouter deux nouvelles.

Schomburgk a récolté à la Guyane anglaise, en 1840, une plante (n° 990) que Planchon d'abord et plus tard aussi M. Engler ont identifiée avec le B. gemmiflore. Elle s'en

(1) Martius et Zuccarini, *Nova genera* et *species plant.*, I, p. 119, pl. LXXIV, 1824.

(2) Planchon, *loc. cit.*, p. 589 et p. 644, 1846.

(3) Engler, *Flora bras.*, XII, 2, p. 355, pl. LXXII, fig. 1, 1876.

distingue nettement par ses feuilles plus grandes, plus fortement émarginées, et surtout par son inflorescence, qui est une panicule terminale plus courte que les feuilles et non une grappe composée spiciforme en forme de queue, plus longue que les feuilles. Ce sera le B. paniculé (*B. paniculatus* v. T.).

Spruce a découvert en 1853-54 au Brésil septentrional, au bord des fleuves Casiquiari, Vasiva et Pacimoni, dans la province de Amazonas, une plante (n° 3709) qu'il a identifiée avec le B. gemmiflore, identification admise par M. Engler en 1876 (1). Elle s'en distingue pourtant bien nettement par ses feuilles plus petites, fortement émarginées avec une pointe médiane, et surtout par son inflorescence, qui est une grappe terminale simple, plus longue que les feuilles et accompagnée souvent d'une ou deux autres grappes, axillaires des feuilles supérieures. Ce sera le B. de Spruce (*B. Sprucei* v. T.). Par sa grappe simple, elle ressemble au B. grandiflore, mais dans cette espèce la grappe est plus courte que les feuilles.

Le genre Blastémanthe se trouve ainsi composé de quatre espèces, que j'ai étudiées toutes sur les échantillons originaux.

Ce sont des arbres à feuilles caduques, isolées, simples et stipulées, pétiolées, à limbe ovale atténué à la base et décurrent sur le pétiole, plus ou moins fortement émarginé au sommet avec une pointe terminale dans l'échancrure, à bord ourlé vers le bas et presque entier, hérissé seulement de très petites dents à peine visibles, penninerve à nervure médiane plus saillante en bas qu'en haut, où elle est bordée de deux sillons, à nervures latérales très fines et très rapprochées, perpendiculaires à la médiane, striant également les deux faces. Contrairement à ce qui s'observe chez les

(1) *Loc. cit.*, p. 355, pl. LXXII. La partie supérieure de la fig. 2 se rapporte au B. gemmiflore type, mais la partie inférieure a été tracée d'après l'échantillon de Spruce. La comparaison des deux parties montre bien la grande différence de l'inflorescence.

Godoyées, les stipules sont rudimentaires, réduites à une petite pointe raide de chaque côté de la large insertion du pétiole et très caduques. J'ignore pourquoi Planchon les a décrites comme insérées au-dessus du pétiole sur le rameau axillaire (1), assertion reproduite plus tard par M. Engler (2) et plus récemment encore par M. Gilg (3). En formant de bonne heure un bourrelet saillant tout autour de l'insertion du pétiole, le périderme fait disparaître toute trace de la cicatrice des stipules, qui paraissent alors faire défaut.

1. *Structure de la tige et de la feuille.* — La tige a sa surface striée longitudinalement et marquée de petites lenticelles allongées. Sous un épiderme glabre, l'écorce a des cellules scléreuses isolées ou groupées, très nombreuses surtout dans le B. grandiflore. Elle renferme deux méristèles avec arc fibreux externe, rapprochées du côté de la feuille prochaine. Le péricycle a ses faisceaux fibreux séparés par du parenchyme. Le liber secondaire différencie des paquets fibreux, qui sont disposés en deux couches dans une branche d'un an, qui forment quatre couches dans une branche de deux ans, six dans une branche de trois ans. Le bois est normal, avec rayons uni- ou bisériés et une indication assez marquée de couches annuelles. La moelle lignifie la membrane de ses cellules, dont quelques-unes, isolées ou groupées, l'épaississent en outre assez fortement. On n'y voit aucune trace de ces faisceaux surnuméraires qu'elle renfermait toujours chez les Godoyées.

Le périderme s'établit de bonne heure dans l'épiderme même, avec un liège à cellules carrées, qui épaissit et lignifie fortement ses membranes sur les faces internes et latérales en forme d'U, sans trace de phelloderme.

La feuille prend à la tige les deux méristèles corticales présentes au nœud considéré, avec une large méristèle médiane qui s'échappe au nœud même et se divise aussitôt

(1) *Loc. cit.*, p. 645, 1846.
(2) *Loc. cit.*, p. 355, 1876.
(3) *Loc. cit.*, p. 147, 1893.

en trois, puis en cinq branches. A la base du pétiole, les sept méristèles ainsi constituées et dont on voit les traces sur la cicatrice après sa chute, s'unissent en une courbe fermée où les faisceaux fibreux péridesmiques demeurent distincts quoique rapprochés et qui renferme ordinairement deux arcs libéroligneux superposés, orientés tous deux normalement, c'est-à-dire liber en bas, bois en haut. Dans le B. gemmiflore, par exemple, l'arc inférieur a ses faisceaux fusionnés latéralement, tandis que le supérieur se réduit à deux faisceaux séparés, un à droite, l'autre à gauche. Dans le B. grandiflore, l'arc inférieur a six faisceaux séparés, le supérieur trois. Le B. de Spruce n'a qu'un seul arc à quatre faisceaux rapprochés. Cette disposition se conserve dans la nervure médiane du limbe ; dans le B. gemmiflore, l'arc interne inférieur a cinq faisceaux distincts et le supérieur quatre, deux de chaque côté; dans le B. grandiflore, l'inférieur n'a que trois faisceaux, le supérieur deux ; dans le B. de Spruce, l'arc unique a ses faisceaux fusionnés.

Dans la lame, l'épiderme non gélifié n'a de stomates qu'en bas. L'écorce, palissadique unisériée en haut, renferme un très grand nombre de sclérites ramifiées, qui la traversent en tous sens et vont ramper sous l'épiderme, où elles forment une couche continue, surtout en haut. Si la section est dirigée parallèlement à la nervure médiane de manière à couper perpendiculairement les fines nervures latérales, on voit que les méristèles latérales ont leurs arcs fibreux rattachés aux épidermes, en un mot sont cloisonnantes. Contre l'arc fibreux supérieur, les cellules corticales sclérifiées renferment une mâcle sphérique, formant là une étroite bande de cristarque endodermique.

2. *Fleur et fruit.* — L'inflorescence termine directement la branche feuillée dans la même période végétative, c'est-à-dire sans interposition d'un bourgeon écailleux, sans écailles par conséquent à la base du pédoncule, comme dans les Godoyées. Suivant les espèces, c'est, comme il a été dit plus haut, une grappe simple (B. grandiflore, de Spruce),

une grappe composée d'ombellules sessiles (B. gemmiflore) ou une panicule (B. paniculé). Le pédoncule et ses diverses ramifications ont la structure normale, sans trace de ces faisceaux cribro-vasculaires et fibreux que la moelle y renfermait toujours chez les Godoyées. Les bractées mères des branches du pédoncule et des pédicelles sont très caduques; ces derniers n'ont pas de bractée propre et sont articulés à la base même. Les boutons qui les terminent ont l'aspect de bourgeons écailleux : d'où le nom générique (1).

Cet aspect est dû à la singulière conformation du calice. Il se compose, en effet, de sépales coriaces, couverts d'un enduit cireux blanchâtre, largement insérés en fer à cheval, distiques et équitants, très inégaux, l'extérieur très court, les autres de plus en plus grands et de moins en moins durs, les deux ou trois internes seuls, terminés en pointe, se recouvrant au sommet du bouton. J'en ai compté dix dans le B. paniculé; c'est le nombre donné comme constant par Martius et plus tard par Planchon pour le B. gemmiflore, ainsi que par M. Engler pour le B. grandiflore (2). Pour moi, je n'en ai observé que neuf dans la première espèce et que huit dans la seconde. On comprend d'ailleurs qu'étant ainsi échelonnés, en disposition distique équitante, le nombre en soit un peu variable. A l'épanouissement, ils se détachent tous successivement et se montrent entièrement dépourvus de cils sécréteurs à la base de leur face interne.

La corolle a cinq pétales libres, égaux, cunéiformes, de couleur jaune, en préfloraison quinconciale. C'est à tort que la préfloraison en a été dite imbriquée par Planchon (3) et plus tard tordue par M. Engler (4).

L'androcée se compose de nombreuses étamines, issues de ramification; il est donc typiquement méristémone. Mais ces étamines sont de deux sortes, disposées sur deux cercles

(1) De βλάστημα, bourgeon, et ἄνθος, fleur.
(2) Engler, *Nova Acta*, XXXVII, 2, p. 6 et p. 10, pl. XII, fig. 10, 1874. — *Flora bras.*, XII, 2, p. 355, pl. LXXII, fig. 1, 1876.
(3) Planchon, *Loc. cit.*, p. 644, 1846.
(4) *Loc. cit.*, p. 8, pl. XII, fig. 10.

concentriques. Dans l'externe, elles sont nombreuses, j'en ai compté vingt-cinq dans le B. grandiflore, et stériles, formées d'une lame étroite, jaune, ayant en son milieu une petite méristèle; en un mot, ce sont des staminodes. Dans l'interne, elles sont au nombre de dix, plus longues que les staminodes et fertiles, formées d'un filet court et d'une longue anthère conique, couverte d'un enduit cireux, à quatre sacs polliniques s'ouvrant par deux pores au sommet effilé. Les grains de pollen sont sphériques à trois pores, où l'intine fait saillie en papille.

La série des coupes transversales pratiquées dans la base de la fleur permet d'apprécier le nombre réel et la véritable disposition des éléments de l'androcée ainsi constitué. Après le départ successif des méristèles destinées aux sépales et aux pétales, la stèle émet, en superposition avec les pétales, cinq méristèles en forme de fer à cheval ouvert en dedans. Dans chacune de celles-ci, l'arc externe se sépare d'abord des deux côtés, puis se divise latéralement en cinq branches côte à côte, qui pénètrent dans autant de staminodes situés sur le cercle externe, tandis que les deux côtés entrent chacun sans se diviser dans une étamine fertile, située sur le cercle interne. L'androcée se compose donc, en réalité, de cinq étamines épipétales seulement, mais qui se ramifient chacune dès la base en sept branches; les cinq externes, plus grêles et plus courtes, demeurent stériles, les deux internes, plus épaisses et plus longues, sont seules fertiles. Les vingt-cinq staminodes qui composent la série externe sont donc disposés réellement en cinq groupes épipétales, et les dix étamines qui forment la série interne sont aussi superposées par paires aux pétales.

Ainsi comprise, la conformation de l'androcée des Blastémanthes est très différente de celle que lui a assignée M. Engler en 1874 et qui est admise par tous les auteurs (1).

(1) Engler, *Nova Acta*, XXXVII, 2, p. 6 et 11, pl. XII, fig. 10, 1874, et *Flora bras.*, XII, 2, p. 355, 1876. — Voy. aussi Gilg dans *Nat. Pflanz.*, III, 6, p. 135, fig. 70, D, et p. 147, 1893.

D'après le diagramme floral qu'il a donné du B. gemmiflore, l'androcée serait formé, en effet, de trois verticilles distincts, l'externe avec de nombreuses étamines stériles, les deux autres alternes avec chacun cinq étamines fertiles, et de ceux-ci l'externe serait épipétale, l'interne épisépale. Il y a là toute une série d'erreurs à corriger. Dans ces plantes, l'androcée se réduit, comme on l'a vu, à un seul verticille d'étamines ramifiées, et ce verticille est épipétale.

Recouvert, comme le calice et l'androcée, d'un enduit cireux, le pistil se compose de trois carpelles, dont un postérieur, fermés et concrescents dans toute leur longueur en un ovaire fusiforme, surmonté d'un style unique à stigmate entier. La fermeture des carpelles n'est complète que dans le bas; plus haut, les trois cloisons en forme de T, quoique très rapprochées au centre, ne s'y touchent pas; la placentation n'en doit pas moins être dite axile. Sur chaque bord réfléchi, les carpelles portent une seule série d'ovules, et non pas plusieurs comme dans tous les genres précédents. En outre, l'ovule n'est que faiblement anatrope. Il a un nucelle conique, à surface lignifiée, persistant jusqu'à la formation de l'œuf et deux téguments formés chacun de trois ou quatre assises cellulaires, dont l'externe recouvre l'interne au sommet. L'ovule est donc perpariété, bitegminé et dipore.

Le fruit, que j'ai observé incomplètement mûr dans le B. de Spruce, est fusiforme et terminé par le style persistant. C'est une capsule, dont la zone interne du péricarpe est scléreuse, formée de deux couches, l'externe à fibres longitudinales, l'interne à fibres transversales. Dans les trois cloisons, les deux zones scléreuses demeurent séparées par une lame de parenchyme, le long de laquelle se fera plus tard la déhiscence ; elles se prolongent dans les bords réfléchis jusqu'à leur marge séminifère. Après la déhiscence, qui est septicide, les valves portent donc les graines sur leurs bords mêmes, et non sur un cordon alterne détaché, comme dans les Godoyers.

Les graines, longues et plates, ont deux téguments assez épais, l'externe incolore, l'interne brun foncé. Le contenu n'en étant pas mûr, je n'ai pu y observer ni l'embryon, ni l'albumen, qui demeurent inconnus.

3. *Résumé.* — Par le liber secondaire stratifié à raison de deux couches de fibres par année, ainsi que par la disposition compliquée des faisceaux libéroligneux dans le pétiole et la nervure médiane de la feuille, les Blastémanthes ressemblent aux Godoyées plus qu'aux Luxembourgiées. De toutes les Godoyées ils diffèrent par l'absence de franges sécrétrices aux stipules et aux sépales, par l'absence de faisceaux médullaires dans la tige et le pédoncule floral, par le nombre ternaire des méristèles que la feuille prend à la tige, par la singulière conformation du calice, par la remarquable composition de l'androcée, enfin par la trimérie du pistil, la disposition unisériée des ovules sur chaque bord carpellaire et la forme même de l'ovule.

Ces différences sont telles que ce genre ne saurait être incorporé à la tribu des Godoyées, telle qu'on l'a caractérisée plus haut, et qu'il doit être considéré comme le type d'une tribu distincte. Il reste maintenant à lui rattacher les genres qui doivent avec lui constituer cette nouvelle tribu.

## 12. Genre **Pécilandre**.

Le genre Pécilandre (*Pœcilandra*) a été créé par Tulasne en 1847 pour une plante découverte par Schomburgk en 1842-43, à la Guyane anglaise (n° 569), qu'il a nommée P. tronquée (*P. retusa* Tulasne) et qui en est encore aujourd'hui le seul représentant (1). Il le classait, à côté des Godoyers, Blastémanthes et Cespédésies, dans un groupe qu'il considérait encore, ainsi qu'on l'a fait jusqu'au travail de Planchon, comme une tribu de la famille des Ternstrœmiacées. C'est seulement en 1862 que Bentham et Hooker

(1) Tulasne, *Plantes nouvelles de Colombie* (Ann. des Sc. nat., 3e série, VIII, p. 342, 1847).

l'ont introduit, à côté de ces genres, dans la famille des Ochnacées (1), où il est demeuré avec eux jusqu'à présent. L'espèce a été décrite de nouveau et figurée par M. Engler en 1876 (2).

C'est un arbre à feuilles caduques, isolées, rapprochées en rosette à l'extrémité des rameaux, simples et stipulées, à stipules latérales assez larges et très caduques, dépourvues de cils sécréteurs à leur base ; elles sont brièvement pétiolées, à limbe ovale, atténué à la base, profondément émarginé au sommet avec une très petite pointe dans l'échancrure, à bord ourlé presque entier, marqué seulement de très petites dents à peine visibles, penninerve, à nervure médiane saillante sur les deux faces, surtout en bas, bordée de deux sillons en haut, à nervures latérales très fines et très rapprochées, comme dans les Blastémanthes, mais obliquement dirigées.

1. *Structure de la tige et de la feuille.* — La tige a sa surface brune ridée longitudinalement, mais sans lenticelles. Sous l'épiderme glabre et fortement cutinisé, l'écorce, dépourvue à la fois de cellules scléreuses et de cellules à cristaux, renferme deux méristèles destinées à la feuille prochaine, munies d'un arc fibreux péridesmique. Le péricycle a ses faisceaux fibreux séparés par du parenchyme. Le liber secondaire différencie de petits groupes fibreux, disposés en deux couches dans une branche d'un an, en quatre couches dans une branche de deux ans, en six couches dans une branche de trois ans. Le bois secondaire est normal, avec larges vaisseaux et rayons unisériés. La moelle ne lignifie ses membranes qu'à sa périphérie et çà et là dans quelques cellules isolées ou groupées. On n'y voit pas trace de faisceaux surnuméraires.

Le périderme s'y forme assez tard dans l'exoderme, avec un liège à cellules très plates, à parois minces et sans phelloderme.

(1) Bentham et Hooker, *Genera plant.*, I, p. 320, 1862.
(2) Engler, *Flora bras.*, XII, 2, p. 363, pl. 77, 1876.

La feuille prend à la tige les deux méristèles corticales présentes au nœud et une méristèle médiane sortie de la stèle au nœud même et qui se divise aussitôt, de manière qu'à la base de la feuille, sur la cicatrice qu'elle laisse après sa chute, on distingue sept traces de méristèles. Dans le pétiole, elles s'unissent en une courbe fermée, à couche scléreuse unie au bois par la sclérose des rayons, qui renferme dans son parenchyme un arc de trois faisceaux libéroligneux, orienté normalement, c'est-à-dire liber en bas, bois en haut. Cette disposition se conserve dans la nervure médiane du limbe. La lame a un épiderme non gélifié, pourvu de stomates seulement en bas. L'écorce, palissadique plurisériée en haut, ne renferme pas trace de ces sclérites, qui sont si nombreuses chez les Blastémanthes. Les méristèles latérales y sont cloisonnantes, avec une bande endodermique de cellules à cristaux octaédriques sur leurs deux faces.

2. *Fleur et fruit.* — L'inflorescence est terminale et continue directement la pousse feuillée dans la même saison, c'est-à-dire sans interposition d'écailles basilaires. C'est une panicule, dont les branches inférieures naissent à l'aisselle des feuilles beaucoup plus petites que les autres, qui sont des bractées foliacées persistantes, tandis que les branches supérieures ont au-dessous d'elles de véritables bractées à bords ciliés et caduques. Le pédoncule floral et ses ramifications sont dépourvus de faisceaux médullaires. Les pédicelles ne portent pas de bractée propre et sont articulés à la base même.

Le calice a cinq sépales libres, inégaux, les internes recouvrant la corolle dans le bouton, semblable donc à celui des Godoyers et des Rhytidanthères, mais à préfloraison quinconciale, et totalement dépourvu de franges sécrétrices. La corolle a cinq pétales libres, égaux, en préfloraison tordue, comme l'a indiqué Tulasne, et non imbriquée, comme l'a affirmé plus tard M. Engler (1). L'androcée a de nombreuses

(1) *Flora bras.*, XII, 2, p. 363, 1876. Pourtant le diagramme, pl. LXXVII, fig. D, la représente tordue, ce qui est exact.

étamines issues de ramification ; il est méristémone. Comme dans les Blastémanthes, ces étamines sont de deux sortes : d'où le nom générique (1). Les externes, disposées sur deux cercles, sont nombreuses et stériles ; celles du cercle externe sont courtes, mesurant seulement 2 millimètres, élargies dans leur moitié supérieure, spatulées ; celles du cercle interne sont plus longues, mesurant 5 millimètres, atténuées en pointe dans leur moitié supérieure, subulées ; en m'appliquant à ne laisser échapper aucune des courtes, j'en ai compté en tout environ quarante, vingt-cinq courtes et quinze longues. Tulasne en indique environ trente. En dedans de ces staminodes, on voit un verticille de cinq étamines fertiles, épipétales, longues de 5 millimètres, formées chacune d'un filet de $1^{mm},5$ et d'une anthère de $3^{mm},5$, à quatre sacs polliniques s'ouvrant par deux pores au sommet, pour mettre en liberté un pollen en grains sphériques à trois pores, munis de papilles, comme dans les Blastémanthes.

La série des coupes transversales pratiquée dans la base de la fleur permet d'estimer le nombre et la disposition des étamines qui composent l'androcée trimorphe ainsi constitué. Après le départ des méristèles destinées aux pétales, la stèle émet cinq méristèles superposées aux pétales, qui se dédoublent bientôt radialement. La branche externe se dédouble de nouveau radialement, puis divise tangentiellement chacun de ses rameaux, l'externe en cinq ramuscules très grêles qui entrent dans autant de courts staminodes du cercle externe, l'interne en trois ramuscules moins ténus qui pénètrent dans autant de longs staminodes du cercle interne. Après quoi, la branche interne du premier dédoublement, demeurée simple, entre dans une étamine fertile. Ici donc, comme dans les Blastémanthes, l'androcée est formé de cinq étamines épipétales seulement, qui se ramifient en cinq faisceaux de branches, stériles en dehors, fertiles en dedans. La différence est dans le mode de rami-

(1) De ποικιλος, divers, et ἀνήρ, mâle.

fication qui, dans les Blastémanthes, donne en dehors un arc de staminodes, en dedans deux étamines fertiles côte à côte et ici produit en dehors deux arcs de staminodes, en dedans une seule étamine fertile.

Les choses étant ainsi, il est difficile de comprendre comment M. Engler a pu voir, décrire et figurer l'androcée de la Pécilandre comme formé de trois verticilles pentamères alternes, le premier avec cinq staminodes courts épisépales, le second avec cinq staminodes longs épipétales, le troisième avec cinq étamines fertiles épisépales (1).

Le pistil se compose de trois carpelles, dont un postérieur, concrescents dans toute leur longueur en un ovaire court, d'environ 1 millimètre, surmonté d'un style conique long de 4 millimètres, à stigmate entier. Les carpelles reploient leurs bords concrescents vers l'intérieur jusque vers le milieu du rayon, puis les séparent en les dirigeant latéralement en forme de T, avant de porter sur chaque bord renflé plusieurs rangées d'ovules anatropes. L'ovaire est donc uniloculaire avec une placentation intermédiaire entre le mode axile et le mode pariétal, plus près cependant du premier que du second. C'est donc à tort que M. Engler a figuré dans l'ovaire de cette plante la placentation comme tout à fait pariétale (2). L'ovule a un nucelle persistant jusqu'à la formation de l'œuf et deux téguments, formés chacun de deux assises cellulaires; l'épiderme externe du tégument extérieur est remarquable par la grandeur de ses cellules.

Pas plus que Tulasne, je n'ai pu, sur les échantillons à ma disposition, observer le fruit. Plus heureux, Bentham et Hooker l'ont étudié et l'ont décrit comme étant une capsule septicide trivalve, renfermant un petit nombre de graines à

(1) Engler, *Nova Acta*, XXXVII, 2, p. 6 et 12, pl. XI, fig. 8, 1874, et *Flora bras.*, XII, 2, p. 363, pl. LXXVII, 1876. — Les figures qui représentent la fleur avec cette conformation inexacte de l'androcée ont été reproduites plus récemment par M. Gilg, *Nat. Pflanz.*, III, 6, p. 135, fig. 70, G, et p. 136, fig. 71, B, 1893.

(2) Engler, *loc. cit.*, et aussi Gilg, *loc. cit.*

tégument membraneux ailé, avec un embryon à cotyles étroites dans un albumen charnu.

3. *Résumé*. — Par le liber secondaire stratifié à raison de deux couches de fibres par an dans la tige, par le nombre ternaire des méristèles que la feuille prend à la tige et la disposition qu'affectent les faisceaux libéroligneux dans le pétiole et la nervure médiane du limbe foliaire, par l'inflorescence, par la conformation remarquable de l'androcée méristémone et par la trimérie du pistil, le genre Pécilandre ressemble assez aux Blastémanthes pour qu'on puisse le ranger à côté d'eux dans la même tribu. Il en diffère par l'origine exodermique du périderme et la structure du liège de la tige, par l'absence de sclérites dans l'écorce de la feuille, par la conformation normale du calice, par l'isomérie des étamines fertiles, enfin par la pluralité des séries ovulaires sur chaque bord carpellaire et par l'anatropie complète des ovules.

## 13. Genre **Wallacée**.

Spruce a récolté aux confins nord-ouest du Brésil et de la province de Amazonas, au bord du Rio Uaupès près de Panuré, en 1852-53, une plante remarquable (n° 2470), dont il a fait le type d'un genre nouveau, sous le nom de Wallacée (*Wallacea*); et qu'il a nommée W. insigne (*W. insignis* Spruce). Ce genre a été décrit pour la première fois en 1862 par Bentham et Hooker, qui l'ont classé à côté des Cespédésies dans la tribu des Luxembourgiées, tribu qu'à l'exemple de Planchon ils rangeaient dans la famille des Ochnacées (1). Plus tard, en 1876, il a été décrit à nouveau et, en outre, figuré par M. Engler, qui lui a conservé cette place, où il a été maintenu depuis par tous les botanistes (2). Il nous faut donc étudier avec soin cette espèce, qui est encore aujourd'hui le seul représentant du genre.

(1) Bentham et Hooker, *Genera plant.*, I, p. 320, 1862.

(2) Engler, *Flora bras.*, XII, 2, p. 362, pl. LXXVI, 1876. — Voy. aussi Gilg, dans *Nat. Pflanz.*, III, 6, p. 147, 1893.

C'est un petit arbre à feuilles caduques, isolées suivant 2/5, pétiolées, à grandes stipules promptement caduques recourbant leurs bords en dedans, mesurant jusqu'à 4 et 5 centimètres de long et dépourvues de cils à leur base. Le limbe est coriace, ovale, atténué à la base, arrondi au sommet, à bord tout à fait entier et ourlé vers le bas, penninerve à nervure médiane saillante sur les deux faces, à nervures latérales obliques et parallèles, très fines et très serrées, formant une striation visible sur les deux faces, qui en sont satinées. Par ce dernier caractère, la feuille ressemble, il est vrai, à celle des Blastémanthes et de la Pécilandre, mais tout autant à celle des Rhabdophylles (*Rhabdophyllum* van Tieghem) et des Elvasies (*Elvasia* A.-P. de Candolle), parmi les Ochnacées, à celle des Calophylles (*Calophyllum* Linné) parmi les Clusiacées, etc.

1. *Structure de la tige et de la feuille.* — Marquée de bonne heure à chaque nœud par les larges cicatrices en arcs, presque annulaires, des stipules caduques et plus tard par les grandes cicatrices triangulaires des feuilles tombées, la tige a sa surface brune assez longtemps lisse et dépourvue de lenticelles.

Sous l'épiderme glabre, fortement cutinisé et formé de petites cellules, l'écorce renferme des cellules à màcles sphériques et contient des méristèles, au nombre de six vers le milieu de l'entre-nœud, munies d'un arc fibreux péridesmique et destinées à la feuille prochaine. Le péricycle différencie de petits faisceaux fibreux, disposés en cercle et séparés par du parenchyme. Le liber secondaire renferme de nombreux petits paquets de fibres, disposés en deux cercles un peu irréguliers dans une branche d'un an, en quatre cercles dans une branche de deux ans; en un mot, il est stratifié, à raison de deux couches fibreuses par année, comme dans les deux genres précédents et comme dans les Godoyées. Le bois secondaire est normal, avec rayons unisériés et sans couches concentriques annuelles. La moelle lignifie les membranes de ses cellules dans sa zone périphé-

rique et çà et là seulement par petits groupes dans sa région centrale. Elle renferme des cellules à mâcles sphériques, mais, comme dans les deux genres précédents, elle est dépourvue de faisceaux surnuméraires.

Le périderme se forme assez tardivement dans l'exoderme, en exfoliant l'épiderme, avec un liège à cellules carrées, dont les membranes s'épaississent et se lignifient fortement sur les faces internes et latérales, en forme d'U, et sans phelloderme.

La feuille prend à la tige les six méristèles corticales présentes au nœud considéré, comme il a été dit plus haut, avec une méristèle médiane sortie de la stèle au nœud même. Dans le pétiole, elles affectent une disposition remarquable, qui ne se rencontre dans aucun des genres précédents. Elles forment d'abord une courbe fermée aplatie latéralement, plus haute que large, renfermant dans son parenchyme central deux faisceaux libéroligneux superposés, l'inférieur orienté normalement, liber en bas, bois en haut, le supérieur inverse. Puis, de chaque côté de cette courbe, sur chaque flanc du pétiole, l'écorce contient quatre méristèles distinctes et superposées, à section circulaire, formées chacune d'un anneau fibreux péridesmique, d'un anneau libérien et d'une plage ligneuse centrale. Progressivement, de haut en bas, ces méristèles corticales fournissent au limbe ses premières nervures latérales ; aussi disparaissent-elles peu à peu et ne les retrouve-t-on plus vers le milieu de la nervure médiane. Demeurée seule, la courbe fermée contient ici deux arcs superposés de faisceaux libéroligneux ; l'inférieur, fortement concave vers le haut, a six faisceaux orientés normalement, liber en bas, bois en haut ; le supérieur n'a que deux faisceaux inversement orientés.

Dans la lame, l'épiderme, qui n'est pas gélifié, n'a de stomates qu'en bas. L'écorce, fortement palissadique bisériée en haut, ne renferme pas de sclérites, mais contient beaucoup de cellules à mâcles sphériques. Les méristèles latérales laissent, entre leurs arcs fibreux et l'épiderme, deux

rangs de cellules à parois minces ; en un mot, elles ne sont pas cloisonnantes. La seconde assise, celle qui borde les fibres péridesmiques et qui est l'endoderme, a, sur les deux faces, un cristal octaédrique dans chaque cellule et forme ainsi, des deux côtés, une bande de cristarque endodermique.

Par la stratification du liber secondaire de la tige, la Wallacée ressemble aux deux genres précédents et aussi aux Godoyées, mais elle en diffère, et de tous les genres étudiés jusqu'ici, par la présence de méristèles corticales dans le pétiole et par la parfaite intégrité du limbe de la feuille.

2. *Inflorescence, fleur et fruit.* — L'inflorescence est axillaire, et non pas terminale comme dans tous les autres genres étudiés jusqu'ici. C'est une courte grappe simple, ombelliforme et pauciflore, réduite ordinairement à trois ou quatre fleurs, à bractées mères caduques. Le pédicelle porte au-dessus de sa base deux écailles caduques, qui sont les stipules d'une bractée unique à limbe avorté, au-dessus desquelles il est articulé. Comme dans les deux genres précédents, le pédoncule est dépourvu de faisceaux médullaires.

Le calice a cinq sépales libres, égaux, en préfloraison quinconciale, qui persistent quelque temps après la chute de la corolle et des étamines ; ils sont triangulaires et mesurent 25 millimètres de long sur 7 millimètres de large. La corolle a cinq pétales alternes, libres, égaux, à peine plus grands que les sépales, en préfloraison tordue. L'androcée a de nombreuses étamines libres, issues de ramification ; en un mot, il est méristémone. Les étamines y sont de deux sortes. Les extérieures sont nombreuses, on en compte de vingt à vingt-cinq sur deux rangs, toutes semblables et stériles, réduites chacune à un filament grêle, aminci en pointe, mesurant 5 à 6 millimètres de long. Les intérieures, au nombre de cinq, disposées en un verticille épisépale, sont fertiles, formées d'un filet court, mesurant 3 millimètres, et d'une

anthère longue, mesurant 12 millimètres, à quatre sacs polliniques s'ouvrant tout du long latéralement, par quatre fentes rapprochées deux par deux au fond du sillon correspondant ; sous le sommet, ces quatre fentes confluent sur la face interne en une ouverture en forme de boutonnière, de manière à faire croire que la déhiscence est poricide. Les grains de pollen sont ovoïdes à trois plis.

La série des coupes transversales pratiquées dans la base de la fleur met en évidence le nombre réel et la disposition des éléments de l'androcée dimorphe ainsi constitué. Après le départ des méristèles destinées aux pétales, la stèle émet cinq méristèles alternes, épisépales, en forme de fer à cheval. Dans chacune d'elles, l'arc externe se détache et se divise aussitôt latéralement en quatre ou cinq petites branches, qui se rendent dans autant de staminodes ; les deux bords internes se rapprochent et s'unissent en une méristèle unique, qui passe dans l'étamine fertile. L'androcée se compose donc de cinq étamines épisépales seulement ; il est isostémone. Mais ces étamines se ramifient, en formant par leurs branches externes les staminodes, par leurs branches internes les étamines fertiles.

Ainsi constitué, l'androcée de la Wallacée ressemble beaucoup à celui de la Pécilandre, dont il ne diffère que par l'épisépalie des cinq étamines ramifiées et de leurs cinq branches fertiles, ainsi que par la similitude de tous les staminodes, qui sont ici d'une seule sorte.

Le pistil se compose de deux carpelles antéro-postérieurs, largement ouverts et concrescents par leurs extrêmes bords en un ovaire uniloculaire fusiforme, surmonté d'un style conique à stigmate entier. Les extrêmes bords des carpelles ne se recourbent pas du tout vers l'intérieur, mais s'affrontent en se soudant directement; ils ne peuvent donc pas porter les ovules. Ceux-ci sont anatropes et attachés par leurs funicules sur la face interne ou ventrale des carpelles, vers le milieu de la largeur de chaque côté, en deux séries longitudinales rapprochées. En d'autres termes, il y a ici

quatre placentes pariétaux bisériés, mais la placentation, au lieu d'être marginale et simple, comme d'ordinaire, est latérale et double. Très remarquable en soi et très rare, comme on sait, cette conformation du pistil ne s'observe dans aucune Luxembourgiacée. Pour retrouver quelque chose de semblable, il faut s'adresser à des groupes très éloignés, aux Orobanchacées, par exemple, avec carpelles ouverts, ou aux Crucifères, ou encore, à un moindre degré, aux Bignoniacées, avec carpelles fermés.

La paroi de l'ovaire est parsemée de cellules sclérеuses, groupées en nodules. L'ovule anatrope a un nucelle persistant jusqu'après la formation de l'œuf, recouvert de deux minces téguments ; en un mot, il est perpariété bitegminé.

La série des coupes transversales de la base de la fleur montre qu'après le départ des cinq méristèles épisépales en fer à cheval destinées à l'androcée, la stèle émet en arrière et en avant deux petites méristèles opposées, qui demeurent simples et sont les nervures médianes des deux carpelles antéro-postérieurs. Puis, progressivement, les deux arcs libéroligneux latéraux s'écartent l'un de l'autre et se divisent tangentiellement d'abord en deux, puis en quatre méristèles, qui sont les nervures latérales des deux carpelles. Ensuite, la loge se creuse au centre et la paroi interne commence à porter les quatre doubles rangées d'ovules. Celles-ci sont situées en face, et reçoivent leurs méristèles, non des deux nervures latérales extrêmes de chaque carpelle, mais de celles qui sont intercalées entre celles-ci et la médiane, c'est-à-dire à mi-distance du milieu et du bord, comme il a été dit plus haut. En même temps et dès la base, on voit se différencier dans l'épaisse paroi de l'ovaire, suivant le diamètre transversal qui passe entre les nervures marginales des deux carpelles, le long de la ligne de concrescence de leurs extrêmes bords, par conséquent, une bande de tissu, formée de deux assises, entre lesquelles se fera, à la maturité, la déhiscence du péricarpe. Celle-ci s'annonce donc, dès le début, comme intermarginale.

Les choses étant ainsi, c'est donc par erreur que Bentham et Hooker d'abord, puis M. Engler et tous les auteurs qui ont suivi, ont assigné au pistil de cette plante trois carpelles et à son ovaire trois placentes pariétaux, placés comme d'ordinaire aux bords concrescents des carpelles (1). C'est probablement cette méconnaissance de la véritable conformation du pistil qui a conduit ces botanistes à classer la Wallacée parmi les Luxembourgiées à pistil trimère.

Dans tous les genres étudiés jusqu'ici, le pistil est formé de cinq ou de trois carpelles, jamais de deux. En outre, les carpelles recourbent toujours leurs bords concrescents plus ou moins loin vers le centre ; en un mot, la placentation y est toujours plus ou moins complètement axile. Enfin les ovules y sont toujours portés aux bords mêmes des carpelles ; la placentation y est toujours marginale.

Le fruit est ovoïde, prolongé en pointe par le style persistant, et mesure 25 millimètres de long sur 10 millimètres de large. Le péricarpe, dont la surface est saupoudrée de grains rouges et comme ferrugineuse, est épais d'environ 2 millimètres et scléreux dans toute son épaisseur, mais très inégalement. Les nodules scléreux de la paroi ovarienne primitive s'y distinguent toujours nettement. Entre eux, le parenchyme originel a aussi épaissi et lignifié, mais beaucoup moins, les membranes de ses cellules, qui sont remplies d'une substance rouge brun. Il ne s'en fend pas moins longitudinalement à la maturité en deux valves, qui sont antéro-postérieures. Les deux fentes se font, en effet, latéralement, par décollement des deux assises cellulaires formant la bande intermarginale différenciée dont il a été question plus haut et qui ont seules échappé à la sclérose générale.

Chaque valve correspond exactement à l'un des carpelles primitifs et entraîne avec elle les deux placentes pariétaux

(1) Bentham et Hooker, *Genera plant.*, I, p. 330, 1862. — Engler, *Nova Acta*, XXXVII, 2, p. 6, pl. XII, fig. 9, 1874, et *Flora bras.*, XII, 2, p. 362, pl. LXXVI, fig. D, 1876. — Gilg, *Nat. Pflanz.*, III, 6, p. 135, fig. E, p. 147, 1893.

de ce carpelle, portant chacun deux séries de graines espacées. Celles-ci n'étant pas mûres dans les échantillons de Spruce, on n'en connaît encore ni l'embryon, ni l'albumen.

Les auteurs précédents n'ont pas remarqué combien il eût été singulier de voir un fruit bivalve, et reconnu par eux comme tel, succéder à un pistil trimère. Pour n'être peut-être pas impossible, la chose ne s'est pourtant jamais vue. S'ils avaient fait cette remarque, peut-être auraient-ils évité leur erreur relative au pistil.

Dans tous les genres étudiés jusqu'ici, le fruit est tout autrement conformé. Le péricarpe y offre deux couches, l'externe molle, l'interne scléreuse, formant à chaque carpelle un noyau incomplet. La déhiscence en est bien aussi intermarginale, mais comme il y a des cloisons, elle est septicide, et les valves, au nombre de cinq ou de trois, portent les graines soit sur leurs bords mêmes, soit sur autant de cordons libres et alternes.

3. *Résumé.* — De tout ce qui précède, il résulte que si, par la stratification du liber secondaire de la tige, par le mode de nervation de la feuille et par la conformation de l'androcée, à la fois isostémone, méristémone et partiellement stérile, le genre Wallacée ressemble aux Blastémanthes et encore plus à la Pécilandre, il en diffère par trop de caractères pour qu'on puisse désormais le ranger à côté d'eux dans la même tribu.

C'est la multiplicité des méristèles que la feuille prend à la tige, mais surtout la présence de méristèles corticales dans les flancs du pétiole et la complète intégrité du limbe de la feuille. C'est l'inflorescence en ombellule axillaire. C'est l'épisépalie de l'unique verticille de l'androcée et de ses cinq branches fertiles, avec déhiscence longitudinale des anthères et pollen ovoïde à trois plis. C'est la dimérie du pistil et surtout son mode de placentation, à la fois pariétale, latérale et double. C'est enfin la conformation du fruit dont le péricarpe, scléreux dans toute son épaisseur, s'ouvre par

deux fentes intermarginales en deux valves portant chacune, sur leur face ventrale, deux doubles rangées de graines.

Ces différences sont telles, si nombreuses et si importantes, qu'il devient nécessaire de considérer ce genre comme le type tout au moins d'une tribu distincte. Mais cette séparation est-elle suffisante? Peut-on véritablement le conserver dans l'enceinte de la famille qui comprend tous les genres précédents? La réponse à cette question ne saurait être douteuse. Les méristèles corticales du pétiole et la complète intégrité du limbe de la feuille, l'inflorescence axillaire, la déhiscence longitudinale des anthères, la dimérie du pistil et surtout sa remarquable placentation, enfin la conformation du fruit sont autant de caractères qui ne se retrouvent chez aucune Luxembourgiacée et qui conduisent nécessairement à exclure définitivement ce genre de cette famille.

Comme on ne saurait non plus, d'après l'ensemble de ses caractères, l'introduire dans aucune autre famille actuellement connue, il faut bien se résigner à reconnaître en lui le type d'une famille nouvelle, les *Wallacéacées*.

## III. — TRIBU DES BLASTÉMANTHÉES.

Cette exclusion faite, les deux genres Blastémanthe et Pécilandre composent ensemble et seuls, dans la famille, une troisième tribu, les *Blastémanthées*. Ressemblant aux Godoyées par la stratification du liber secondaire de la tige à raison de deux couches fibreuses par année, ainsi que par la disposition compliquée des faisceaux libéroligneux dans le pétiole et la nervure médiane de la feuille, elle en diffère par l'absence de franges sécrétrices aux stipules, par l'absence de faisceaux médullaires dans la tige et le pédoncule floral, par le nombre ternaire des méristèles que la feuille prend à la tige, par l'isomérie de l'androcée et la stérilité des étamines externes qui proviennent de sa ramification, enfin par la trimérie du pistil.

Ressemblant aux Luxembourgiées par l'absence de franges sécrétrices aux stipules et de faisceaux médullaires dans la tige ou le pédoncule floral, par le nombre ternaire des méristèles que la feuille prend à la tige et par la trimérie du pistil, elle en diffère par la stratification du liber secondaire de la tige, par la disposition compliquée des faisceaux libéroligneux dans le pétiole et la nervure médiane de la feuille, par l'actinomorphie de l'androcée et la stérilité de ses étamines externes. Son autonomie est donc bien établie.

D'après la structure du corps végétatif, les deux genres qui la composent actuellement peuvent être caractérisés comme il suit :

| | | |
|---|---|---|
| Blastémanthées. (Ni faisc. médullaires, ni franges sécrétrices.) Périderme | épidermique. Feuille à sclérites .......................... | *Blastémanthe.* |
| | exodermique. Feuille sans sclérites .......................... | *Pécilandre.* |

D'après l'organisation de la fleur et du fruit, ils peuvent être définis de la manière suivante :

| | | |
|---|---|---|
| Blastémanthées. (Étamines externes stériles. Pistil trimère.) Calice | pléiomère et distique. Dix étamines fertiles. Ovules unisériés........................ | *Blastémanthe.* |
| | isomère et quinconcial. Cinq étamines fertiles. Ovules plurisériés..................... | *Pécilandre.* |

Avec ses deux genres et les cinq espèces qui les représentent actuellement, la tribu des Blastémanthées est localisée au Brésil septentrional et à la Guyane anglaise.

## I. — FAMILLE DES LUXEMBOURGIACÉES.

Ensemble les trois tribus que l'on vient de construire pièce à pièce avec leurs genres constitutifs forment une famille naturelle, les *Luxembourgiacées*, dont la composition est résumée dans le tableau suivant :

| | | | |
|---|---|---|---|
| LUXEMBOURGIACÉES. | Pas de franges sécrétrices aux stipules.<br>Pas de stratification au liber secondaire.<br>Pas de faisceaux médullaires.<br>Androcée zygomorphe sans staminodes.<br>Pistil trimère. | LUXEMBOURGIÉES. | *Luxembourgie.*<br>*Périblépharide.*<br>*Plectanthère.*<br>*Epiblépharide.*<br>*Hilairelle.* |
| | Des franges sécrétrices aux stipules.<br>Liber secondaire stratifié.<br>Des faisceaux médullaires.<br>Androcée actinomorphe sans staminodes.<br>Pistil pentamère. | GODOYÉES. | *Godoyer.*<br>*Rhytidanthère.*<br>*Planchonelle.*<br>*Cespédésie.*<br>*Fourniérie.* |
| | Pas de franges sécrétrices aux stipules.<br>Liber secondaire stratifié.<br>Pas de faisceaux médullaires.<br>Androcée actinomorphe avec staminodes.<br>Pistil trimère. | BLASTÉMANTHÉES. | *Blastémanthe.*<br>*Pécilandre.* |

Pour chaque tribu, la définition des genres a été résumée, au cours de ce travail, dans un tableau (p. 27, p. 66, et p. 88), auquel je renvoie le lecteur et qu'il est inutile de reproduire ici.

Formée ainsi de douze genres, dont sept nouveaux, avec trente-deux espèces, dont quinze nouvelles, cette famille est localisée en Amérique tropicale : Brésil, Guyane anglaise, Pérou, Colombie, Panama et Nicaragua. Aucun de ses représentants n'est cultivé jusqu'à présent dans les serres d'Europe.

Ce sont de beaux arbres ou d'élégants arbustes, à feuilles isolées, stipulées, penninerves, à bord denté, à inflorescence en grappe terminale, à fleurs pentamères avec corolle dialypétale, avec androcée dialystémone à anthères poricides, et avec pistil libre à carpelles concrescents plus ou moins complètement fermés, c'est-à-dire à placentation plus ou moins complètement axile, avec ovules anatropes perpariétés bitegminés, à fruit capsulaire drupacé avec déhiscence septicide et graines à embryon dicotylé droit, incombant au raphé, pourvu d'un albumen oléagineux comme lui.

Ce qui varie et sert à caractériser les genres, c'est la durée des feuilles, caduques ou persistantes ; c'est leur forme,

composée pennée dans les seules Rhytidanthères, simple partout ailleurs ; c'est la persistance ou la caducité des stipules et la présence ou l'absence de franges sécrétrices à leur aisselle ; c'est la structure du liber secondaire de la tige, tantôt tout entier mou, tantôt stratifié à raison de deux couches fibreuses par année ; c'est l'origine du périderme, tantôt épidermique, tantôt exodermique ; c'est le nombre des méristèles, jamais inférieur à trois, que la feuille prend à la tige et la disposition plus ou moins compliquée des faisceaux libéroligneux dans le pétiole et la nervure médiane du limbe ; c'est la structure de l'épiderme de la lame, tantôt sans, tantôt avec gélification, de son écorce, tantôt avec, tantôt sans sclérites, et de ses méristèles, tantôt libres, tantôt cloisonnantes ; c'est la forme de l'inflorescence, grappe simple, grappe spiciforme d'ombellules ou panicule ; c'est la conformation du calice, tantôt dialysépale avec ou sans franges sécrétrices, tantôt gamosépale ; c'est la composition de l'androcée, tantôt diplostémone, tantôt méristémone et alors avec ou sans staminodes et avec cinq ou dix étamines fertiles ; c'est la pentamérie ou la trimérie du pistil ; c'est la disposition unisériée ou plurisériée des ovules sur chaque bord carpellaire ; c'est enfin le mode de déhiscence du fruit, tantôt simplement septicide avec valves séminifères sur leurs bords, tantôt à la fois septicide et septifrage, avec valves stériles et cordons séminifères alternes.

Ainsi composée, caractérisée et limitée, la famille des Luxembourgiacées doit prendre place dans la sous-classe des Homoudiodées ovulées et dans l'ordre des Perpariétées bitegminées ou Renonculinées (1). Le périanthe y étant double avec corolle dialypétale et pistil libre, l'androcée y étant d'ordinaire méristémone et le pistil y étant formé de carpelles plus ou moins complètement fermés, c'est dans l'alliance des Malvales qu'elle viendra se ranger. La stratifi-

(1) Voy. à ce sujet, Ph. van Tieghem, *L'œuf des plantes considéré comme base de leur classification* (*Ann. des Sc. nat.*, 8e série, Bot., XIV, p. 327, 1901).

cation du liber secondaire de la tige qu'offrent deux de ses trois tribus conduira à la placer dans le voisinage des familles qui, dans cette alliance, possèdent ce caractère.

Lui attribuant, avant de l'avoir étudiée de plus près et à l'exemple de tous les auteurs, une placentation véritablement pariétale, c'est dans l'alliance voisine des Papavérales que, dans ma Classification générale, j'avais cru devoir la ranger (1). Il y a donc lieu maintenant de la déplacer un peu.

## II. — GENRES EXCLUS DES LUXEMBOURGIACÉES.

Dans un travail antérieur, pour ramener la famille des Ochnacées à ses véritables limites, on a dû en exclure un grand nombre de genres que Planchon d'abord, et plus tard M. Engler et M. Gilg y avaient indûment introduits (2). Ces genres, que sont-ils devenus ou que doivent-ils devenir?

Le genre Lophire (*Lophira* Banks) et le genre Strasburgérie (*Strasburgeria* Baillon) ont été chacun l'objet d'une étude spéciale et, à la suite de cette étude, sont devenus les types de deux familles distinctes, les Lophiracées et les Strasburgériacées (3).

Le présent Mémoire a retenu, pour les grouper dans la famille des Luxembourgiacées, une partie, mais une partie seulement, des genres que M. Gilg a rassemblés dans sa tribu des Luxembourgiées de la famille des Ochnacées.

Il reste donc à examiner d'abord les autres genres de cette tribu, non admis dans la famille qui la remplace, puis le genre solitaire Euthémide (*Euthemis* Jack), considéré par tous les botanistes depuis Planchon comme type d'une tribu distincte, les Euthémidées, dans la famille des Ochnacées. Les premiers sont de deux sortes : d'une part, le

(1) *Loc. cit.*, p. 334.

(2) Ph. van Tieghem, *Sur les Ochnacées* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Bot., XVI, p. 163, 1902).

(3) Ph. van Tieghem, *Sur le genre Lophire, considéré comme type d'une famille distincte, les Lophiracées* (Journ. de Bot., XV, p. 169, 1901). — *Sur le genre Strasburgérie, considéré comme type d'une famille nouvelle, les Strasburgériacées* (*Ibid.*, XVII, p. 198, 1903).

genre solitaire Wallacée (*Wallacea* Spruce); d'autre part, le genre Sauvagésie (*Sauvagesia* Linné) et ses voisins. Considérons-les séparément.

1. *Famille des Wallacéacées.* — Par ses feuilles, dont le pétiole est flanqué de méristèles corticales et dont le limbe est tout à fait entier, par son inflorescence axillaire, par ses anthères à déhiscence longitudinale, par son pistil dimère à quatre placentes pariétaux, par son fruit bivalve à péricarpe épais et tout entier scléreux, le genre Wallacée diffère profondément de toutes les Luxembourgiacées, comme on l'a vu plus haut (p. 86), et doit être exclu de cette famille, pour devenir le type d'une famille nouvelle, les Wallacéacées (1).

C'est aussi dans l'ordre des Perpariétées bitegminées ou Renonculinées que, vu la structure de l'ovule, cette famille prendra place. Le périanthe y étant double avec corolle dialypétale et pistil libre, l'androcée y étant méristémone et le pistil y ayant ses carpelles complètement ouverts, c'est dans l'alliance des Papavérales qu'elle viendrait se ranger. Mais, si l'on tient compte de la stratification du liber secondaire de la tige, structure inconnue jusqu'à présent chez les Papavérales et très fréquente chez les Malvales, qui a conduit déjà à ranger dans cette alliance les Bixacées, malgré l'ouverture complète des carpelles dans leur pistil, il semblera peut-être préférable d'y classer aussi les Wallacéacées, qui se trouveraient ainsi ramenées dans le voisinage des Luxembourgiacées.

Que ce soit dans l'une ou dans l'autre de ces deux alliances voisines, l'ensemble de ses caractères, notamment le dimorphisme et la partielle stérilité de son androcée méristémone, ainsi que la remarquable placentation de son pistil, assurent à cette petite famille une place à part.

(1) Les caractères de ce genre et la constitution de cette nouvelle famille ont fait récemment l'objet d'un travail spécial intitulé : *Sur le genre Wallacée, considéré comme type d'une famille nouvelle, les Wallacéacées* (Bulletin du Muséum, X, 29 mars 1904).

2. *Famille des Sauvagésiacées.* — Considérés comme formant une famille autonome, « ordo parvus distinctissimus », d'abord par Bartling (1830), puis par Martius (1835), Endlicher (1840), Payer (1860), Eichler (1871), les deux genres Sauvagésie (*Sauvagesia* Linné) et Lavradie (*Lavradia* Vellozo) ont été réduits à l'état de simple tribu et incorporés soit à la famille des Frankéniacées par A. de Saint-Hilaire (1824), soit à celles des Violacées par Gingins (1823), Lindley (1835), Meisner (1836), Bentham et Hooker (1862) et Baillon (1873), soit à celle des Ochnacées par Planchon (1862), M. Engler (1874 et 1876) et Eichler (1878). Allant plus loin encore dans cette voie de réunion aux Ochnacées, M. Gilg les a incorporés directement, en 1893, à la tribu des Luxembourgiées dans cette famille (1).

Pour savoir à quoi m'en tenir à ce sujet, j'ai fait une étude attentive de ces deux genres, ainsi que du genre voisin Vausagésie (*Vausagesia*), originaire du Congo, que Baillon a fait connaître en 1890, et j'ai pu me convaincre que, tant par la structure du corps végétatif que par l'organisation florale, ils diffèrent trop de toutes les Luxembourgiacées pour pouvoir, même comme tribu distincte, être compris avec elles dans une même famille. Comme ils ne peuvent pas davantage être incorporés, même comme tribu distincte, ni à la famille des Violacées, ni à aucune autre, il est nécessaire de rétablir pour eux l'ancienne famille des Sauvagésiacées.

En ce qui concerne le corps végétatif, sans entrer ici dans des détails qui trouveront place ailleurs, bornons-nous à constater que la tige des Sauvagésies, par exemple, a, sous un épiderme glabre, une écorce très mince, pourvue de grandes cellules à mucilage et limitée par un endoderme profondément différencié, formé par des cellules très larges et très plates, portant sur leurs faces latérales et transverses un cadre lignifié : deux caractères qui ne se retrouvent chez aucune Luxembourgiacée. Le liber secondaire très mince y est

(1) Gilg, dans *Natürl. Pflanzenfam.*, III, 6, p. 149, 1893.

tout entier mou, sans stratification. Le périderme y est d'origine épidermique. La moelle, qui ne lignifie pas les membranes de ses cellules, s'y détruit de bonne heure dans sa région centrale, et c'est là un autre caractère que ne possèdent pas les Luxembourgiacées.

Quant à l'organisation florale, déjà par la déhiscence longitudinale des anthères, elle s'éloigne de celle des Luxembourgiacées. Mais de plus, elle offre, comme on sait, un caractère très singulier. Entre la corolle dialypétale et l'androcée isostémone qui alterne avec elle, il existe un verticille épipétale de pièces pétaloïdes, libres chez les Sauvagésies et la Vausagésie, concrescentes en tube dans toute leur longueur chez les Lavradies. Les Sauvagésies ont, en outre, entre la corolle et ces pièces épipétales, un second verticille de filaments grêles plus ou moins nombreux. Quelle signification convient-il d'attribuer à ces pièces surnuméraires ? Sont-ce des dépendances externes de l'androcée, des étamines stériles, en un mot des staminodes ? Sont-ce des dépendances internes de la corolle, dont l'ensemble constituerait une couronne, simple ou double suivant les genres ?

Défendue dès 1824 par A. de Saint-Hilaire, la première opinion a été admise par la plupart des botanistes, en dernier lieu par M. Engler en 1874. C'est elle évidemment qui l'a conduit à classer ces plantes à côté des Luxembourgiées, dont plusieurs possèdent, comme on l'a vu plus haut, de véritables staminodes. C'est elle aussi qui a conduit M. Gilg à les incorporer aux Luxembourgiées en 1893. La seconde n'a été adoptée que par Eichler, en 1871. C'est elle, pourtant, qui me paraît la plus conforme à la réalité.

La série des coupes transversales pratiquée dans la base de la fleur montre, en effet, qu'après le départ des méristèles du calice, le stèle émet d'abord cinq méristèles alternes destinées à la corolle, puis cinq méristèles épisépales destinées à l'androcée. Ces dernières entrent directement dans les cinq étamines. Les premières subissent, chez la Vausagésie et les Lavradies, un dédoublement radial ; la branche

externe se divise latéralement et passe dans le pétale correspondant ; la branche interne reste indivise et se rend dans la pièce épipétale. Chez les Sauvagésies, le méristèle pétalique se dédouble deux fois radialement : la branche externe entre dans le pétale, la moyenne dans les filaments, l'interne dans la pièce pétaloïde. Les pièces surnuméraires se montrent donc bien des dépendances internes de la corolle et leur ensemble forme une couronne, simple dans les Lavradies et la Vausagésie, double dans les Sauvagésies.

Ainsi comprise, l'organisation florale de ces plantes les éloigne beaucoup des Luxembourgiacées.

Dans ces trois genres, le pistil est trimère, à cloisons en T plus ou moins saillantes, portant sur chaque bord renflé plusieurs rangées d'ovules anatropes, semblable, en un mot, à celui des Luxembourgiées et des Blastémanthées. L'ovule a un nucelle mince et long, à surface cutinisée, persistant jusqu'à la formation de l'œuf, recouvert de deux téguments ; l'externe a deux assises cellulaires, dont l'extérieure est formée de très grandes cellules ; l'interne a trois assises de petites cellules. Au micropyle, le tégument interne dépasse l'externe et sort de l'exostome. En un mot, l'ovule est perpariété, bitegminé et endopore.

A côté des trois genres précédents, les auteurs en rangent trois autres : Schuurmansie (*Schuurmansia* Blume), Neckie (*Neckia* Korthals) et Leitgébie (*Leitgebia* Eichler). Ces trois genres n'étant pas représentés dans l'Herbier du Muséum, je n'ai pas encore pu les étudier et je dois, en conséquence, réserver mon opinion à leur sujet.

La structure de l'ovule classe immédiatement la famille des Sauvagésiacées dans l'ordre des Perpariétées bitegminées ou Renonculinées, c'est-à-dire dans le même ordre que les Luxembourgiacées et les Wallacéacées, tandis que les Ochnacées appartiennent, comme on sait, à l'ordre des Transpariétées bitegminées ou Primulinées (1). Le périanthe

(1) Ph. van Tieghem, *Sur les Ochnacées* (*Ann. des Sc. nat.*, 8e série, Bot., XVI, p. 202, 1902).

y étant double avec corolle dialypétale et pistil libre, et l'androcée y étant isostémone, c'est dans l'alliance des Rhamnales qu'elle viendra se ranger, au voisinage des Violacées, qui ont, comme elles, les carpelles ouverts. Le dimorphisme de la corolle, pourvue d'une couronne simple ou double, lui assure, d'ailleurs, dans cette alliance une place à part.

3. *Famille des Euthémidacées.* — Classé avec doute dans la famille des Ochnacées par Endlicher (1840), le genre Euthémide (*Euthemis* Jack) y a été maintenu, comme tribu distincte, les Euthémidées, par Planchon et par tous les auteurs qui ont suivi, en dernier lieu par M. Gilg (1).

Pourtant, ni la structure du corps végétatif, ni l'organisation florale, ni la conformation du fruit ne permettent, soit de le laisser dans la famille des Ochnacées, soit de le comprendre dans la famille des Luxembourgiacées. Sans entrer ici dans le détail, je me bornerai à constater que la tige renferme dans son écorce et dans sa moelle de grandes cellules à mucilage, qu'on rencontre aussi dans l'écorce de la feuille, que la fleur a un androcée isostémone et un pistil pentamère dont les carpelles fermés portent chacun, attachés au sommet de l'angle interne de la loge, deux ovules anatropes pendants à raphé interne, hyponastes par conséquent, et que le fruit est une drupe à cinq noyaux : tous caractères qui éloignent ce genre des Luxembourgiacées et conduisent à le considérer comme le type d'une famille autonome, les *Euthémidacées.*

Dans l'ordre des Perpariétées bitegminées ou Renonculinées, puisque le périanthe y est double avec corolle dialypétale et pistil libre, et puisque l'androcée y est isostémone, c'est dans l'alliance des Rhamnales que cette famille prendra place (2). Elle s'y rangera parmi les familles à carpelles fermés et concrescents, dont elle se distinguera notamment par la pentamérie du pistil.

(1) Gilg, *loc. cit.*, p. 152, 1893.
(2) Ph. van Tieghem, *L'œuf des plantes* (*loc. cit.*, p. 338, 1902).

# TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER



5974-99 — Corbeil. Imprimerie Ed. Crété.

# ANNALES

DES

# SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

# BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XIX. — Nos 2 et 3.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1904

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ETRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en mai 1904.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

*Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles*

HUITIÈME SÉRIE

## BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XVIII sont complets.

## ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XVIII sont complets.

*Prix de l'abonnement à 2 volumes :*

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

## ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .......... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

### Prix des collections.

| | | |
|---|---|---|
| Première série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol. | | (*Rare*) |
| Deuxième série (1834-1843). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| Troisième série (1844-1853). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| Quatrième série (1854-1863). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| Cinquième série (1864-1874). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| Sixième série (1875 à 1884). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| Septième série (1885 à 1894). | Chaque partie 20 vol. | 300 fr. |
| Géologie, 22 volumes. . . . . . . . . . . . . . . . . . . | | 330 fr. |

# RECHERCHES

SUR LE

# DÉVELOPPEMENT DES JONCÉES

Par MARCELLIN LAURENT (1)

## INTRODUCTION

Je m'étais d'abord proposé d'étudier l'anatomie comparée des Joncées à partir de la germination de la graine. Dès le début de ces recherches, frappé de la petitesse de l'embryon que l'on considérait en général comme indifférencié, je voulus établir la structure anatomique de cet organe. Mais la difficulté de l'isoler ou de le couper avec les graines microscopiques — protégées par des téguments durs et cassants — me conduisit à en suivre le développement.

Je fus ainsi amené à observer la fécondation et la structure du sac embryonnaire ainsi que l'ovule tout entier. Je m'aperçus bientôt que l'embryogénie et le développement permettaient d'éclairer beaucoup de points jusque-là fort obscurs, mais qu'on ne devait rien préciser sans de longues observations. Beaucoup d'erreurs, en effet, sont dues à des généralisations trop hâtives basées sur des faits insuffisamment connus. L'étude embryogénique d'un groupe même très restreint permet, entre familles voisines, les comparaisons les plus utiles, et ce n'est que par un ensemble de monographies complètes qu'on peut faire de la Botanique un édifice de connaissances solides.

J'ai résolu de limiter cette étude au développement des différentes parties de l'ovule et à la constitution de la plantule; je termine ainsi par ce qui devait être mon début. Ayant borné mes recherches aux espèces indigènes des deux genres *Juncus* et *Luzula*, pour avoir sous la main les ovules aux différents âges, j'ai rassemblé en serre le plus d'espèces possible; j'ai de même, par de nombreux semis, suivi les premiers phénomènes de la germination.

Cette étude est divisée en deux parties. La première concerne spécialement l'ovule à partir de la fécondation jusqu'à la formation de la graine.

La deuxième étudie la graine depuis la germination jusqu'à la constitution de la plante définitive.

Chaque organe a été décrit d'abord dans le genre *Juncus*, puis dans le genre *Luzula*. Parfois, les deux genres ont été réunis lorsqu'ils ne présentaient pas de différences sensibles, par exemple pour la multiplication des antipodes et la formation de l'albumen.

La première partie se subdivise ainsi :

I. *Développement de l'ovule et fécondation.*
II. *Développement de l'œuf;*
III. *Ce que deviennent les antipodes;*
IV. *Formation de l'albumen;*
V. *Développement des téguments.*

La deuxième partie comprend :

I. *État de la graine mûre;*
II. *Premiers phénomènes externes;*
III. *Phénomènes internes et digestion des reserves;*
IV. *Morphologie de la plante aux différents stades du développement;*
V. *Anatomie de la plante primordiale;*
VI. *Conclusions;*
VII. *Explication des planches.*

## HISTORIQUE

Les premiers travaux d'embryogénie ne pouvaient comprendre le groupe des Joncées; la petitesse des graines, surtout des graines du genre *Juncus*, éloignait l'observateur qui, à cette époque, n'avait qu'à choisir parmi les espèces dont aucune n'était encore étudiée.

Dans les mémoires concernant les Monocotylédones, et qui seront cités dans le cours de cette étude, l'embryon des Joncées est complètement délaissé. En 1874 seulement, Fleischer (1) décrit l'embryogénie d'un *Juncus* (*J. glaucus*) et d'un *Luzula* (*L. multiflora*). Son travail débute ainsi : « Il ne m'a pas été possible d'observer les premiers stades du développement de cette plante (*J. glaucus*), à cause de l'extrême petitesse de l'ovule... »

L'auteur recommande la technique de Pfeffer (2) (enrobage des graines dans la gomme arabique) qui lui a permis de réussir six coupes successives dans un ovule adulte. Grâce à ce procédé, il a montré que si l'embryon était indifférencié extérieurement, on pouvait à l'intérieur discerner les différentes parties de la radicule (dermatogène, périblème, plérome et coiffe). Pour *L. multiflora*, il a manqué de matériaux et n'a étudié l'embryon qu'à partir de la graine mûre.

Depuis, aucun travail d'ensemble n'est venu compléter les données incomplètes de Fleischer; d'une façon générale, dans les traités d'anatomie, l'embryon des *Juncus* est considéré comme indifférencié; c'est que les auteurs, comme Goebel (3), n'ont observé que son extérieur sans s'occuper de sa structure interne. Il était nécessaire de partir de

(1) Fleischer, *Beiträge zur Embryologie der Monokotylen und Dicotylen*. Regensburg, 1874.

(2) Pfeffer, *Ueber die Blüthenentwickelung der Primulaceen und Ampelideen*, 1869.

(3) Goebel, *Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen*, p. 458, 1900.

l'œuf pour suivre l'embryon pas à pas, et montrer son véritable degré de différenciation; les difficultés qui avaient arrêté Fleischer et les premiers anatomistes n'existent d'ailleurs plus, grâce à une technique nouvelle (méthode des coupes à la paraffine ou au savon).

En ce qui concerne les téguments de l'ovule, Godfrin (1) et Brandza (2) ont décrit l'enveloppe séminale des deux genres de Joncées; mais, dans des recherches d'un caractère général, ils ne pouvaient qu'observer la graine mûre et sur quelques espèces seulement. Or, on sait les modifications profondes qui peuvent se produire dans les assises tégumentaires pendant le cours du développement. C'est ainsi que Godfrin a confondu en un seul les deux téguments des *Luzula*, et fait passer le faisceau vasculaire dans l'assise interne.

Les premiers stades de la germination ont été suivis par Fleischer; il a décrit le développement considérable du cotylédon à la sortie de la gemmule et des premières racines latérales; il a cherché à établir les rapports de ces organes avec les trois cellules initiales de l'embryon, en comparant l'embryon de *Juncus glaucus* à l'embryon d'*Alisma Plantago* décrit par Hanstein (3).

Dans *Luzula multiflora*, à propos du sommet végétatif, il montre, comme dans la radicule embryonnaire de *J. glaucus*, que la coiffe n'est pas formée par l'épiderme et qu'elle se régénère par sa couche interne. Cette observation avait son importance à l'époque où Hanstein (4) et Reinke (5) écrivaient que la coiffe des Monocotylédones était formée par des cellules-filles détachées de l'épiderme (dermatogène).

Mais Fleischer a commis une grave erreur en disant que

(1) Godfrin, *Étude histologique sur les téguments séminaux des Angiospermes*, p. 18, 1880.

(2) Brandza, *Développement des téguments de la graine*, p. 23, 1891.

(3) Hanstein, *Die erste Entwicklung der Axen*, etc. Bonn, 1868.

(4) Hanstein, *Die Entwicklung des Keimes der Monocotyl. und Dicotyl.* Bonn, 1870.

(5) Reinke, *Untersuchungen über Wachsthumgeschichte und Morphologie der Phanerogamen Wurzel* (*Bot. Abhandl.*, Bonn, 1871.)

le sommet de la racine est formé par quatre tissus primaires indépendants l'un de l'autre : la coiffe, l'épiderme, l'écorce et le cylindre central; il n'a pas vu l'origine commune de l'épiderme et de l'écorce.

Treub (1) et ensuite Flahault (2) ont enfin montré que la racine des Joncées possédait les trois méristèmes caractéristiques des Monocotylédones, et sur ce point, il n'y a rien à ajouter aux mémoires de ces deux savants.

## TECHNIQUE

La petitesse des organes sur lesquels ont porté ces recherches a presque toujours nécessité la méthode des inclusions à la paraffine. Les fleurs, puis les fruits tout entiers ont été, aussitôt cueillis, plongés dans un liquide fixateur. J'ai employé le plus souvent la liqueur de Flemming fraîchement préparée; l'acide picrique à saturation m'a donné de très bons résultats pour le développement de l'embryon. On peut laisser plusieurs jours les échantillons dans ce fixateur sans que les tissus soient contractés ; il ne présente qu'un inconvénient : le lavage — même à l'eau courante — est très long, et s'il n'est pas suffisant, le colorant agit mal.

Les objets fixés ont subi les opérations suivantes :

| | | |
|---|---|---|
| Alcool à 70° | *n* | heures. |
| — à 90° | 24 | — |
| Alcool absolu déshydraté par le $SO^4Cu$ | 24 | — |
| Alcool et xylol | 24 | — |
| Xylol | 24 | — |
| Xylol et paraffine | 12 | — |
| Xylol et paraffine à 55° | 12 | — |
| Paraffine à 55° | 12 | — |

La durée à l'étuve doit varier suivant l'âge des organes. Elle peut être réduite à quelques heures pour les jeunes

(1) Treub, *Le méristème primitif de la racine dans les Monocotylédones.* Leyde, 1876.

(2) Flahault, *Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les Phanérogames.*

ovules et les différentes parties de la plante aux premiers stades de la germination.

Les coupes de différentes épaisseurs ont été faites au microtome Dumaige et colorées le plus souvent à l'hématoxyline alunée d'Heidenhain, à la safranine, au brun de Bismarck. Les doubles colorations, bleu de Prusse et safranine, fuchsine ammoniacale et vert de méthyle, ont également donné de bons résultats pour l'étude des téguments. Enfin le mélange d'hydrate de chloral en solution très concentrée, d'acide lactique et de vert d'iode a permis d'observer par transparence la structure des embryons adultes et la différenciation des vaisseaux dans les premiers organes de la plantule.

# PREMIÈRE PARTIE

## FORMATION DE LA GRAINE

---

### I. — DÉVELOPPEMENT DE L'OVULE ET FÉCONDATION.

#### Genre **Juncus**.

1. Structure de l'ovule. — Dans les différentes espèces du genre *Juncus*, l'ovule anatrope a la même structure ; il est un peu plus allongé dans *Juncus pygmæus*, *J. tenuis*, *J. bufonius* ; son volume est à peu près partout le même, sauf dans *J. squarrosus* où il est double. Enfin son développement très rapide ne présente rien de particulier :

Le sac embryonnaire se forme lentement aux dépens du nucelle ; au moment de la fécondation, il n'occupe environ que la moitié de la longueur de l'ovule ; un abondant tissu le sépare encore de la chalaze, et sur les côtés, à l'intérieur de l'assise épithéliale, deux ou trois assises de cellules l'entourent complètement. Enfin vers le micropyle, la cellule mère d'endosperme n'a pas formé de calotte et une seule assise persiste au-dessous de l'épiderme (Pl. V, fig. 71).

Il renferme tout d'abord des matières de réserve sous forme de fines granulations se colorant par l'hématoxyline et l'éosine ; l'eau iodée y décèle de très petits grains d'amidon. Ces réserves sont séparées par deux ou trois grandes vacuoles reliées entre elles par des traînées protoplasmiques qui vont surtout s'amasser aux deux extrémités du sac.

Les huit noyaux endospermiques se disposent normale-

ment : l'oosphère plus volumineuse repousse et aplatit sur le côté chacune des deux synergides ; elle est renflée vers l'intérieur, un peu allongée vers le sommet et elle s'étend souvent jusqu'à la paroi du sac ; elle possède une membrane bien distincte et renferme un protoplasme et un énorme noyau très chromatique ; à l'intérieur du noyau, un volumineux nucléole se colore plus fortement. Elle contient dans sa partie supérieure une vacuole d'abord étroite, puis très agrandie au moment de la fécondation (Pl. I, fig. 1).

Les deux synergides sont allongées et s'avancent jusqu'à la pointe de l'oosphère, qu'elles séparent même parfois de la paroi ; leur extrémité postérieure un peu renflée contient un noyau avec un nucléole beaucoup moins volumineux que ceux de l'oosphère ; du même côté, on peut aussi observer une légère vacuole. Enfin, le protoplasme ne se colore fortement qu'au début et de bonne heure ; la petitesse et le faible chromatisme du noyau indiquent une dégénérescence rapide ; comme l'oosphère, les synergides sont pourvues d'une membrane.

J'ai toujours observé les deux noyaux polaires séparés ou contigus vers le milieu du sac, l'un au-dessus de l'autre ou parfois côte à côte dans un plan transverse ou oblique ; malgré un grand nombre de coupes, je n'ai pu constater leur fusion. Avant la fécondation, ils sont entourés par un fin réseau des réserves du sac embryonnaire ; ils sont très chromatiques avec un noyau et un nucléole presque aussi gros que ceux de l'oosphère ; leur membrane très nette se colore fortement par l'éosine.

Les trois antipodes d'abord semblables peuvent être disposées côte à côte sur un même plan ; celle du milieu s'avance parfois vers l'intérieur entre les deux autres qui demeurent pressées contre le nucelle ; souvent l'antipode médiane se distingue encore par une plus grande taille, de sorte qu'en sens inverse la triade des antipodes correspond exactement à celle de l'oosphère et des deux synergides. Toujours sphériques, les trois antipodes renferment comme

les éléments précédemment décrits un noyau avec un nucléole très chromophile, mais la membrane est moins nette, et si elle existe au début, elle ne tarde pas à se résorber.

2. Fécondation. — Lorsque la fécondation est proche, les synergides déjà effacées se réduisent encore, et enfin disparaissent : elles ne servent donc pas à guider, puis à nourrir le tube pollinique comme on l'a signalé dans certains cas; leur disparition précoce tendrait à montrer qu'elles ont été absorbées par l'oosphère.

Quoi qu'il en soit, on voit bientôt la partie supérieure du nucelle avec l'extrémité des deux téguments s'étirer vers le haut comme pour happer le tube pollinique et l'attirer vers l'intérieur; le tégument interne se transforme toujours à l'entrée du micropyle en un mucilage plus ou moins abondant qui facilite encore le passage du tube. Ce dernier arrive ainsi au contact de l'épiderme du nucelle, s'engage entre ses cellules, puis traverse l'assise sous-épidermique et se trouve en présence de l'oosphère; il ne subsiste plus que des débris des deux synergides.

Plusieurs tubes polliniques peuvent s'engager dans le micropyle et pénétrer jusqu'au nucelle; un seul aboutit à l'oosphère qu'il contourne parfois. Son extrémité se colore fortement en bleu foncé par l'hématoxyline; il en est de même de l'anthérozoïde que j'ai plusieurs fois observé à côté de l'oosphère; en forme d'arc très recourbé, aux extrémités arrondies, il n'atteint pas tout à fait en longueur le diamètre de l'oosphère. Il n'a jamais l'aspect brillant des noyaux du sac embryonnaire; quand sa fusion avec l'oosphère va avoir lieu, on voit, à l'intérieur de ces deux gamètes, la nucléine se fragmenter pendant que les réserves protéiques du sac s'entassent au voisinage.

Aussitôt l'oosphère fécondée, les premiers noyaux de l'albumen apparaissent, mais dans aucun cas, il ne m'a été donné de suivre, ainsi que je l'ai dit plus haut, l'union des deux noyaux polaires : j'ai seulement observé à l'intérieur

du sac un second anthérozoïde très semblable au premier; cette disposition porterait donc à croire que l'un des deux noyaux, seul fécondé, donne l'œuf d'endosperme et que l'autre est résorbé à la façon des synergides. La double fécondation doit avoir lieu simultanément ou à peu près, mais l'apparition des premiers noyaux de l'albumen précède toujours la division de l'œuf embryonnaire.

3. Remarques sur les fleurs cléistogames et la pollinisation. — J'ai cherché à suivre la germination du pollen de façon à pouvoir juger l'époque de la formation de l'œuf d'après la durée de la pollinisation. Les grains de pollen, sans plis, avec un seul pore, restent unis dans la cellule mère, et les tétrades ne germent en chambre humide, ni dans l'eau pure, ni dans les différents liquides sucrés que j'ai employés. Les grains restent indifférents, car ils sont bourrés d'amidon et n'ont pas de pouvoir osmotique sensible, ce qui les empêche d'éclater. Ils se développent fort bien dans l'eau en présence de fragments du stigmate : les germes polliniques très fins atteignent alors près de 2 millimètres ; ils entourent vite les branches du stigmate qu'ils enserrent de tous côtés et s'enfoncent dans les papilles.

La fécondation est directe dans certains *Juncus : J. pygmæus*, *J. tenuis*, et en particulier dans *J. bufonius* dont les fleurs sont toujours cléistogames ; le tube formé par les écailles du périanthe qui se touchent au-dessus du style arrête les trois branches du stigmate ; ces dernières sont obligées de se recourber vers le bas, et leurs papilles arrivent au contact des anthères restées fort petites sur les côtés de l'ovaire ; enfin la déhiscence a lieu par un pore terminal, de sorte que la fécondation est réalisée le plus simplement possible. La fleur s'ouvre ensuite, montrant les anthères vides pendant que les branches du stigmate se redressent ; les ovules reçoivent les tubes polliniques environ vingt-quatre heures plus tard, mais tous ne sont pas fécondés au même instant ; après avoir suivi les bords placentaires, les germes

polliniques se relèvent dans les trois loges et la fécondation débute par la partie inférieure de l'ovaire. Il arrive que dans une même coupe, on ait un œuf bien développé dans les ovules de la base et l'oosphère non encore fécondée dans certains ovules du sommet de la capsule. Cela montre également avec quelle rapidité se développe l'embryon dans ses premiers stades.

Protégés par leur périanthe écailleux, les Jones cléistogames peuvent fructifier abondamment ; ils sont peu sensibles aux intempéries des saisons et la fécondation peut se poursuivre d'avril jusqu'en octobre.

Il n'en est pas ainsi dans la plupart des autres *Juncus* : *J. effusus*, *J. conglomeratus*, *J. glaucus*, *J. lamprocarpus*, *J. squarrosus*, et en général chez tous ceux dont les pièces du périanthe sont courtes et n'enferment pas l'ovaire ; il y a protandrie, mais dans la fleur la maturité des étamines suit de près la fécondation des ovules. La déhiscence de l'anthère est toujours terminale, et grâce à leur petitesse et à leur légèreté, les tétrades se comportent comme des grains de pollen simples.

## Genre **Luzula**.

Dans le genre *Luzula*, j'ai étudié les espèces suivantes : *L. campestris*, *L. vernalis*, *L. Forsteri*, *L. sylvatica*, *L. pediformis*. Les ovules, beaucoup plus gros et au nombre de trois seulement, ont une structure très voisine de celle des *Juncus* ; le sac embryonnaire est conformé de la même façon, et occupe les mêmes proportions par rapport au nucelle. On peut citer une légère différence dans la forme des noyaux de l'endosperme : il arrive que l'extrémité inférieure de l'ovule est resserrée dans l'ovaire ; le sac embryonnaire se trouve plus étroit dans cette région, et les trois antipodes ordinairement sphériques sont obligées de s'allonger, et deviennent ovoïdes (Pl. III, fig. 37). L'oosphère, les deux synergides et les noyaux polaires ne présentent rien de différent.

J'ai observé un anthérozoïde se fusionnant avec l'oosphère (Pl. III, fig. 36) ; il est toujours en forme d'arc, mais deux fois plus gros et plus allongé que dans les *Juncus*. L'antipode médiane se distingue de bonne heure par sa grande taille ; elle persiste seule après la fécondation ; on verra plus tard ce qu'elle devient. Au sujet de la pollinisation, les tétrades d'un volume double ont encore les mêmes propriétés, mais il n'y a jamais fécondation directe et toutes les fleurs sont protandres.

## II. — DÉVELOPPEMENT DE L'ŒUF.

### Genre **Juncus**.

Dans ses premières phases le développement embryonnaire est le même dans tout le genre *Juncus*. La différenciation est poussée plus ou moins loin, selon que l'on considère les espèces annuelles ou les espèces vivaces; la plante annuelle ayant à constituer ses diverses parties en un temps plus court, on conçoit facilement qu'elle forme dans la graine un embryon plus complet.

Dans les deux cas, et d'une façon générale, l'axe embryonnaire se confond sensiblement avec celui de l'ovule. L'embryon ne tarde pas à prendre la forme d'une toupie (Pl. I, fig. 4 à 13, et Pl. II, fig. 24 à 35), la pointe tournée vers le micropyle, et la partie élargie s'avançant régulièrement au milieu de l'albumen ; il devient progressivement ovoïde, presque cylindrique, et conserve à la maturité cette forme chez les espèces vivaces. Dans les Joncs annuels, il continue à s'épaissir vers le micropyle où se forment de nouveaux tissus, et il prend finalement la forme d'un tronc de cône dont la base vient s'appliquer près du tégument (Pl. I, fig. 14 à 19).

J'ai suivi spécialement le développement de l'embryon dans *J. lamprocarpus*, *J. glaucus*, *J. bufonius*. De nombreuses

coupes dans *J. effusus*, *J. obtusiflorus*, *J. maritimus*, *J. supinus*, *J. squarrosus*, *J. tenuis*, ont montré que le développement était partout uniforme.

L'oosphère fécondée est reliée au micropyle par un large pédicule dans lequel se place l'énorme vacuole déjà signalée (Pl. IV, fig. 57); cette partie se colore à peine, car le protoplasme condensé autour d'un gros noyau occupe surtout la partie supérieure (1). Bientôt, l'œuf se divise transversalement et donne deux cellules inégales : la cellule inférieure, plus volumineuse, constitue l'embryon proprement dit E (Pl. I, fig. 2, et Pl. II, fig. 20), la cellule inférieure, le suspenseur S. Cette dernière se loge dans le pédicule de l'oosphère et repousse la vacuole vers le tégument. A ce moment, deux noyaux de l'albumen viennent se placer aux côtés du jeune organe, à la séparation de ses deux premiers éléments (Pl. IV, fig. 59). L'absorption des réserves se fait sans doute par cette région, et les premières segmentations ont lieu rapidement. C'est en général la cellule S qui se divise, encore transversalement, ce qui nous donne trois éléments superposés : les deux cellules provenant de S, et au-dessus la cellule E (Pl. I, fig. 3, et Pl. II, fig. 21). Cette seconde division porte quelquefois sur E, mais dans ce cas elle a lieu dans le sens vertical, et on a alors (Pl. IV, fig. 60) la cellule S surmontée des deux cellules E placées côte à côte. Ce stade est très important, et il est nécessaire de bien l'observer pour reconnaître plus tard les tissus provenant de E et ceux provenant de S ; plusieurs fois, dans *J. lamprocarpus* et dans *J. bufonius*, j'ai suivi la division nucléaire de S.

C'est le mode de segmentation observé dans *Œnothera nocturna* et *Capsella Bursa pastoris* par Hanstein (2), dans *Brassica Napus* par Kny (3), dans *Alyssum* par Riddle (4),

(1) Je considère l'embryon dans la position qu'il aura pendant la germination.

(2) Hanstein, *Die Entwicklung des Keime der Monocotylen und Dicotylen* (Bot. Abhandlungen, I, 1870).

(3) Kny, *Wandtafeln*, X.

(4) Riddle, *The embryology of* Alyssum (Bot. Gaz., vol. XXVI, 1898).

dans les Araliacées par L. Ducamp (1), dans les Tulipes par Guignard (2). Hill (3) a vu, au contraire, la cellule E se diviser la première transversalement dans le *Triglochin*...

Dans les Juncus, la troisième segmentation, qui est verticale, porte sur E quand S s'est déjà divisée ; mais, au contraire, elle atteint S et est alors transversale si E s'est divisée en premier lieu. Dans les deux cas, l'embryon comprend à ce stade quatre cellules, deux appartenant à E et deux à S (Pl. I, fig. 4).

Pendant ces divisions, la vacuole du début s'est fragmentée en plusieurs autres disséminées dans chaque élément ; celles-ci disparaissent d'abord à la partie supérieure ; elles persistent assez longtemps dans les cellules du suspenseur, et une dernière, très réduite il est vrai, apparaît encore à son extrémité près du tégument, lorsque l'embryon comprend sept à huit cellules.

En revenant au stade précédent, on voit la cellule supérieure de S se diviser par une cloison transversale, ce qui porte à trois le nombre des cellules du suspenseur (Pl. I, fig. 5). La cellule qui vient de se diviser correspond à l'hypophyse de Hanstein ; il lui attribuait avec raison, comme on le verra plus tard, une grande importance. Les deux cellules issues de E se multiplient en même temps : le plus souvent, à la suite d'un cloisonnement vertical de l'une d'elles, une troisième apparaît ; elle se place entre les deux premières, qui ne tardent pas à la recouvrir en se divisant radialement, pour donner vers le haut de nouveaux éléments ; on a ainsi trois, puis quatre cellules extérieures qui en entourent une centrale ; cette dernière est placée au-dessus de la cellule supérieure du suspenseur qui ne se multipliera que plus tard.

(1) L. Ducamp, *Recherches sur l'embryogénie des Araliacées* (Ann. des Sc. nat., 1902).

(2) Guignard, *La double fécondation dans les Tulipes* (Ann. des Sc. nat., 1900).

(3) Hil, *The structure and development of* Triglochin maritimum (Annals of Botany, vol. XIV, march 1900).

On voit déjà que les trois ou quatre cellules d'enveloppe constituent l'épiderme qui apparaît ainsi très tôt ; il arrive même parfois que dans les deux cellules provenant de E, la cloison radiale précède la division verticale, de sorte que les quatre premières cellules représentent l'épiderme, ou tout au moins la partie supérieure de l'épiderme. Un développement analogue a déjà été décrit par Hanstein et par Kny. Cette précocité des histogènes épidermiques de l'embryon est d'ailleurs à peu près générale. Schaffner (1) l'a observée dans *Alisma Plantago* et *Sagittaria variabilis* ; Campbel (2) dans le *Sparganium* ; Hill (3) dans le *Triglochin*. Dans ces espèces très voisines des Joncées, les premiers stades de l'embryon diffèrent par la seconde division transversale qui atteint la cellule E.

A partir des (Pl. I, fig. 5 et Pl. II, fig. 24), la cellule centrale se divise d'abord verticalement, puis en tous sens, pour former le corps même de l'organe, et c'est son développement qui dirige celui de l'épiderme ; ce dernier continue à se multiplier par des cloisons radiales ; on ne voit jamais apparaître de segmentation tangentielle. Il n'y a pas uniformité de division, et les premières cellules internes peuvent se cloisonner indifféremment dans le sens horizontal ou dans le sens vertical, un mode suivant ou précédant l'autre (Pl. I, fig. 6 à 10 et Pl. II, fig. 25 à 30).

Les divisions transversales et longitudinales sont d'abord en nombre égal, et l'on observe par exemple trois assises dans les deux sens ; l'embryon serait à peu près sphérique sans le suspenseur, qui se termine en pointe et lui donne la forme d'une toupie. En effet, les deux cellules inférieures du suspenseur sont restées indivises ; la cellule supérieure s'est cloisonnée verticalement, mais à la suite des éléments issus

(1) Schaffner, *The embryo-sac of* Alisma Plantago (Bot. Gaz., march 1896). — *Contribution to the life-history of* Sagittaria variabilis (Bot. Gaz., vol. XXIII, 1897).

(2) Campbel, *Studies on the flower and Embryo of* Sparganium (Ac. of Sciences, 1899).

(3) Hill, *loc. cit.*

de l'embryon ; elle donne une assise d'abord unique supportant l'embryon, et comme son développement est tardif, cette assise est d'un diamètre moindre, de sorte que le pourtour de l'embryon se rétrécit brusquement à ce point, pour se continuer par les deux dernières cellules superposées du reste du suspenseur (Pl. I, fig. 10). En admettant qu'on n'ait pu observer les premières segmentations qui nous ont renseigné sur l'origine des tissus, cette région provenant du suspenseur se distinguerait encore par ses cellules périphériques qui ne se continuent pas exactement avec celles de l'épiderme.

Durant tout ce travail de prolifération, les deux cellules inférieures du suspenseur ont grandi; elles égalent maintenant le double des autres (Pl. I, fig. 8 à 12 et Pl. II, fig. 25 à 30).

L'inférieure est au contact de l'assise digestive formée aux dépens de l'assise épithéliale du nucelle; la supérieure est souvent invaginée entre les cellules du plateau sous-embryonnaire. Leur noyau est encore bien développé, et le protoplasme condensé autour se distingue à peine du protoplasme embryonnaire par une coloration à l'hématoxyline plus faible. Mais bientôt, avec la croissance rapide de l'embryon, on assiste à leur régression : le protoplasme se réduit à une couche de plus en plus mince autour du noyau qui disparaît aussi; en même temps qu'elles perdent leur activité, elles se détachent du reste du suspenseur persistant (Pl. I, fig. 13); poussées par celui-ci, elles arrivent au contact du tégument et sont enfin absorbées par l'embryon. Mais ces deux cellules ne peuvent renfermer qu'une très faible quantité de réserves, bien insuffisante pour l'embryon; aussi, comme on le verra plus loin, l'albumen est-il déjà apparu.

Si l'on veut considérer le suspenseur comme un organe éphémère destiné à plonger le jeune embryon dans l'albumen, il faut admettre alors que la cellule S provenant de la première division de l'œuf ne constitue pas seulement un tel suspenseur. Elle renferme en plus une partie de l'em-

bryon, et par suite, ce dernier n'est pas compris tout entier dans la première cellule E. Il en résulte que cette dénomination de cellule Embryon et de cellule Suspenseur donnée aux deux premiers éléments de l'œuf ne convient pas dans tous les cas où un développement analogue à celui des Joncées a été observé.

On peut même dire qu'une telle distinction est inutile : pourquoi l'œuf dont la masse est bien homogène donnerait-il, après sa première division, deux cellules de nature et d'avenir si différents? La partie inférieure de l'embryon qui plonge cet organe dans les réserves du sac embryonnaire, et qui est ensuite résorbée, ne représente pas, comme on le sait, l'une de ces cellules tout entière; elle peut d'ailleurs être comparée à la région supérieure de l'embryon, qui forme un ou deux cotylédons également éphémères et résorbés plus tard. En outre, elle manque parfois, comme dans les Mimosées et certaines Orchidées (1). On ne devrait donc faire apparaître le suspenseur que lorsque le tissu contigu au micropyle prend des caractères présageant ses fonctions de support et de réserves, ainsi que sa déchéance finale; ce tissu éphémère doit seul représenter le vrai suspenseur.

Comme on le verra plus loin, la cellule S se comporte de la même façon dans *Alisma Plantago*, *Capsella Bursa-pastoris*, *Hedera Helix*; il est vrai que, parfois, le suspenseur tout entier peut provenir de S et l'embryon de E (*Orobus*, *Medicago*); les deux premiers éléments de l'œuf peuvent aussi, ensemble, contribuer à sa formation (2).

On ne peut, en un mot, assigner aux premières cellules de l'embryon un rôle bien défini ; on ne saurait voir la nature entière sous l'objectif d'un microscope, ni énoncer la généralité d'un phénomène comme un axiome de géométrie.

Si l'on revient à l'embryon des Joncées, on le voit se développer rapidement après la disparition des deux cellules

(1) E. Belzung, *Anat. et phys. végétales*, p. 920, 1900.
(2) G. Bonnier et Leclerc du Sablon, *Cours de Bot.*, fasc. II, 1902.

inférieures qui constituent le suspenseur proprement dit. Son extrémité inférieure vient s'appliquer contre le tégument, où il subsiste pourtant encore un reste de l'assise nucellaire. Il compte une série de dix à douze cellules, suivant son axe longitudinal, et huit à dix en épaisseur (Pl. I, fig. 13 et 14, et Pl. II, fig. 34 et 35).

Une coupe transversale montre une disposition très régulière des assises cellulaires : au-dessous de l'épiderme, trois assises concentriques, qu'on peut déjà attribuer à l'écorce, et à l'intérieur une seule rangée, parfois en voie de division longitudinale, que l'on peut considérer comme l'ébauche du cylindre central. L'épiderme se relie aux grosses cellules périphériques de l'assise horizontale provenant de S ; cette assise, d'abord étroite et unicellulaire (Pl. I, fig. 8 à 10, et Pl. II, fig. 24 à 28), se multiplie par des divisions verticales et transversales ; l'embryon s'élargit et s'allonge ainsi vers le bas, où l'activité cellulaire se concentre maintenant. Un épiderme terminal, formé par les divisions tangentielles des cellules inférieures, semble continuer l'épiderme général, et s'étend jusqu'au-dessous des éléments disparus (Pl. I, fig. 15 à 18, et Pl. II, fig. 34 et 35). Il ne faut pas confondre ces deux épidermes, et on verra plus tard qu'ils se séparent.

On arrive bientôt à distinguer dans cette extrémité les différentes parties d'une radicule : les deux initiales de la coiffe apparaissent immédiatement au-dessus de l'épiderme terminal dans la seconde assise provenant du dédoublement des dernières cellules (Pl. I, fig. 16, 17 et Pl. II, fig. 34, 35) ; par leurs divisions dans les deux sens, elles s'étendent en largeur et en épaisseur et repoussent l'épiderme en l'aplatissant contre le tégument. Leur multiplication s'arrête assez vite : on compte seulement à l'état adulte deux ou trois assises superposées formées, l'une de six à sept cellules et les autres, au-dessus, de trois à quatre. La coiffe semble un moment, avec tout l'embryon, incluse dans un épiderme général, mais il ne faut pas oublier que la partie inférieure de l'épiderme est apparue tardivement

et est d'origine différente ; elle se détachera à la maturité de la graine pour faire corps avec la coiffe, qui deviendra un organe indépendant composé de cette assise externe et des deux autres assises plus internes. Cette coiffe fonctionnera plus tard comme celle des racines liorhizes.

Flahault montre dans les Palmiers, en particulier dans *Phœnix dactylifera*, un épiderme général qui enveloppe tout l'embryon (1). Il faudrait en suivre le développement pour voir si comme dans le groupe voisin des Joncées, une partie de cet épiderme ne provient pas de la cellule-suspenseur ; dans ce cas, son exfoliation pour former la première assise externe de la coiffe serait simplement plus tardive, et à ce point de vue, la radicule de l'embryon adulte des Palmiers correspondrait à un stade plus jeune de celle des Joncées ; la partie supérieure de l'embryon serait cependant plus différenciée que dans les *Juncus* vivaces.

Quoi qu'il en soit, les deux initiales de l'écorce naissent directement au-dessus de celles de la coiffe (Pl. I, fig. 15, 16, 17 et Pl. II, fig. 34, 35), par des cloisons latérales, puis tangentielles, elles épaississent cette extrémité de l'embryon et contribuent à lui donner sa forme adulte ; par des divisions horizontales, elles se relient aux assises longitudinales fort régulières qui à la partie supérieure entourent le cylindre central ; j'ai toujours compté trois assises dans les joncs vivaces et quatre ou cinq dans les joncs annuels ; chez ces derniers, on peut même distinguer de bonne heure l'endoderme par ses cellules plus étroites et plus régulières à cloisons bien horizontales.

L'assise inférieure de l'écorce renfermant les initiales se met en continuité avec l'épiderme qui entoure maintenant tout l'embryon au-dessus de la coiffe (Pl. I, fig. 19) ; cet épiderme est formé de cellules très inégales augmentant progressivement de taille vers la région supérieure au contact de l'albumen où elles sont énormes par rapport à celles de

(1) Flahault, *loc. cit.*

l'extrémité inférieure ; l'assise externe de la coiffe est formée de cellules légèrement aplaties et il n'est plus possible de la rattacher sur les côtés avec l'épiderme général ; la séparation est très nette et la coiffe est devenue un organe indépendant ; on serait même tenté à ce moment de lui attribuer une origine distincte du reste de l'embryon, mais on sait qu'il n'en est rien.

Les deux initiales du cylindre central se montrent au-dessus de cette assise ; elles se distinguent de bonne heure par leur forme allongée ; elles appartiennent au tissu provenant de la première cellule, et par conséquent n'ont pas la même origine que le reste de la radicule. Je croyais d'abord à cette origine commune (1) ; de nouvelles coupes plus instructives m'ont détrompé.

Ces deux initiales se cloisonnent à la fois parallèlement à leurs faces latérales et à leur face supérieure pour former le centre stélique toujours bien indiqué, surtout dans les joncs annuels où les cellules longues et étroites présagent la structure vasculaire ; sur les coupes transversales, on en compte six ou sept et trois rangées sur les coupes longitudinales (Pl. I, fig. 18, 19).

On voit que la radicule par ses trois groupes d'initiales appartient à la fois aux deux premières cellules de l'œuf ; la cellule inférieure, appelée à tort suspenseur, donne la coiffe et l'écorce ; la cellule supérieure donne le cylindre central. Mais la plus grande partie de l'embryon, celle qui surmonte la radicule et qui s'est constituée en premier lieu, provient également des cloisonnements de cette dernière cellule.

Le développement d'un embryon de *Juncus* est semblable à celui d'*Alisma Plantago*. Dans cette espèce voisine, on voit encore au début un épiderme qui semble général ; son extrémité inférieure se divise tangentiellement pour former les initiales de la coiffe ; ces dernières avec celles de l'écorce placées au-dessus appartiennent à la cellule inférieure ou

(1) M. Laurent, *Sur le développement de l'embryon des Joncées* (Acad. des Sc., 28 sept. 1903).

suspenseur; le reste de l'embryon est constitué par la cellule supérieure. Campbel (1), dans les Aracées, dans *Lilæa subulata*, *Sparganium*, et Hill (2), dans le *Triglochin*, n'ont pas cherché à établir les relations des différents organes de l'embryon adulte avec les deux premiers éléments provenant de la division de l'œuf; ils montrent que leurs embryons présentent les plus grandes analogies avec ceux d'*Alisma Plantago* et de *Sagittaria variabilis* décrits par Schaffner (3); il est probable que l'embryogénie des Monocotylédones inférieures ne présente guère de variations et qu'elle est sensiblement conforme à celle des Alismacées et des Joncées, du moins dans ses premiers stades.

On sait d'ailleurs que la radicule des Dicotylédones peut avoir une origine identique (*Capsella Bursa-pastoris*, *Hedera helix*) (4).

L'embryon de *Juncus* jusqu'au stade (Pl. I, fig. 16) est de forme ovale, l'extrémité supérieure au contact de l'albumen plus large; mais la différence de largeur entre les deux extrémités diminue avec le développement, et à maturité, c'est l'extrémité inférieure qui l'emporte.

Dans *J. glaucus*, *J. lamprocarpus*, et en général tous les joncs vivaces, il garde plus longtemps la forme en toupie du début et ce n'est qu'à la germination que l'extrémité inférieure s'élargit suffisamment pour donner à l'ensemble la forme cylindrique. Sa croissance a été rapide; elle a demandé environ un mois. Il paraît réduit à une simple radicule et je l'ai décrit comme tel; en réalité, et les premiers phénomènes de la germination l'établiront, il se compose d'une radicule et d'un cotylédon diamétralement opposé, les deux organes se continuant sans aucune ligne de démarcation.

Dans une remarque sur un travail de Möbius qui voit un

(1) Campbel, *Studies on the Araceæ* (Annals of Botany, vol. XIV, n° 53, march 1900).
(2) Hill, *loc. cit.*
(3) Schaffner, *loc. cit.*
(4) G. Bonnier et Leclerc du Sablon, *loc. cit.*

rapport entre le parasitisme et la constitution de l'embryon, Goebel (1) cite l'embryon du *J. glaucus* comme absolument indifférencié, bien qu'appartenant à une plante non parasite. — « Dans *Hepatica nobilis*, *Eranthis*, dit-il, l'embryon d'abord imparfait grandit après la maturité de la graine ; dans *J. glaucus*, l'embryon même au moment de la germination n'est qu'un amas cellulaire sans aucune différenciation. »

Je viens de montrer que dans tous les Joncs à rhizome vivace, l'embryon de la graine encore attachée au placenta et à peine mûre (j'ai inclus dans la paraffine les capsules entières) était parfaitement différencié en une radicule avec ses trois groupes d'initiales bien apparentes, et on le verra plus loin un cotylédon au pôle opposé. Il est tout au plus incomplet, n'ayant pas de gemmule ; il n'y a pas à tenir compte de la tigelle qui apparaît généralement très tard dans les Monocotylédones.

H. Émile Fleischer (2) a d'ailleurs montré dès l'année 1874 que si le *Juncus glaucus* ne présentait pas de différenciation extérieure, il était facile de reconnaître une radicule dans sa structure interne. « L'extrémité inférieure, dit-il, a achevé dans la plupart des cas la différenciation de ses cellules avant la maturité de la graine. On distingue ainsi bien nettement les parties suivantes : 1° le Dermatogène (épiderme) qui se continue transversalement et qui est né de la coordination de cellules placées en ce point ; 2° le Périblème (écorce) dont les rangées convergent vers un groupe d'initiales ; 3° le Plérome (cylindre central) très étroit et qui s'étend jusqu'aux initiales ; 4° la coiffe formée d'une ou deux, rarement trois rangées de cellules aplaties qui se détachent du reste de la masse. »

Fleischer ne distingue pas non plus le cotylédon dans l'extrémité opposée à la radicule.

Si l'embryon des *Juncus* a été considéré comme indiffé-

(1) Goebel, *Biologisches Centralblatt* du 1er sept. 1900, t. XX, p. 571.
(2) Fleischer, *loc. cit.*

rencié, c'est qu'isolé de la graine, il a l'aspect d'un corps ovale très réduit, ne dépassant pas $0^{mm},15$ à $0^{mm},20$ de longueur ; en outre, sa surface absolument régulière ne permet aucune séparation pouvant délimiter des organes différents ; la coiffe cependant se détache nettement et aurait dû montrer à Goebel l'extrémité radiculaire.

Dans tous les Joncs vivaces, la différenciation s'arrête au stade précédemment décrit (Pl. II, fig. 35), et observé par Fleischer dans *J. glaucus*. Dans les Joncs annuels que j'ai étudiés (*J. bufonius, J. tenuis*), elle est toujours poussée plus loin : l'embryon s'élargit davantage vers le micropyle ; de nouvelles assises cellulaires s'ajoutent à l'écorce et au cylindre central ; la coiffe possède toujours au moins trois rangées de cellules superposées. Néanmoins l'embryon peut encore rester imparfait, c'est-à-dire dépourvu d'une gemmule. Mais celle-ci apparaît parfois et la différenciation est alors complète (Pl. I, fig. 19). On sait qu'il n'est pas rare de rencontrer dans le développement embryonnaire d'une même espèce une semblable différence dans la constitution de l'embryon adulte.

La gemmule naît latéralement dans la région inférieure au-dessus du méristème radiculaire ; elle présente aussitôt un épiderme formé de grandes cellules étroites et allongées latéralement, aplaties à l'extrémité supérieure ; cet épiderme est d'ailleurs de beaucoup la partie la plus importante, car le tissu central n'est composé que de quelques cellules intimement reliées au corps de l'embryon. La gemmule occupe la base de l'écorce dont il ne reste plus que deux assises superficielles pour constituer la gaine qu'elle aura à entr'ouvrir pour apparaître au dehors ; elle ne sortira d'ailleurs que plusieurs jours après la germination.

Son apparition nous explique maintenant la constitution définitive de l'embryon des joncs annuels : la gemmule ne peut être enveloppée que dans une gaine du cotylédon, et elle ne peut prendre naissance qu'à sa base ; on peut dire que la tigelle manque, puisque cette base se trouve presque

au contact du méristème radiculaire. Si nous examinons en effet la dernière figure, nous voyons que notre embryon se compose d'un énorme cotylédon à peu près cylindrique qui se développe le premier, entouré d'un épiderme et pourvu d'une écorce et d'un cylindre central bien distinct ; il se nourrit abondamment aux dépens de l'albumen dans lequel il s'avance et l'on peut déjà remarquer à sa partie supérieure la grande taille des cellules de l'épiderme et de

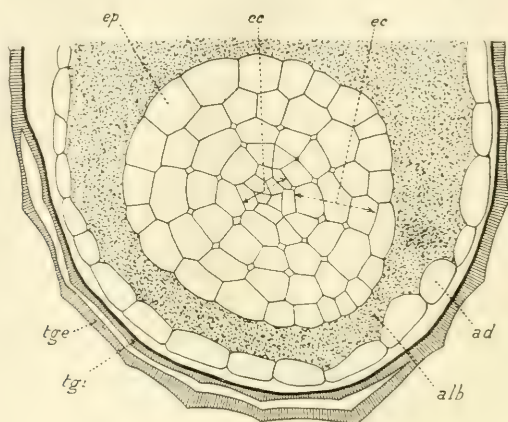



Fig. 1. — Coupe transversale de la graine de *J. glaucus*. Gr. 300. Région supérieure de l'embryon. — *ép*, épiderme ; *éc*, écorce ; *cc*, cylindre central ; *alb*, albumen ; *ad*, assise digestive ; *tge*, tégument externe ; *tgi*, tégument interne.

l'écorce sous-jacente. A sa base, vers le micropyle, la radicule est apparue tardivement et entre les deux organes, la gemmule peut se développer ; cette région est plus large, ce qui donne à l'ensemble la forme d'un tronc de cône.

Au début, la radicule semble enveloppée complètement par un épiderme général, mais elle se fait jour en repoussant, comme on l'a vu, une partie de cet épiderme qui forme l'assise externe de la coiffe ; par ses initiales de l'écorce et du cylindre central, elle se relie exactement aux tissus correspondants du cotylédon, mais elle ne se multipliera réellement qu'après la germination.

On ne saurait donc tracer de limite entre les deux organes ; pourtant les différentes coupes successives à travers un em-

bryon, montrent de nombreux méats intercellulaires dans la région supérieure appartenant au cotylédon (fig. 1). Ils diminuent à mesure qu'on approche des initiales, par conséquent de la radicule (fig. 2).

Flahault (1) caractérise la partie cotylédonaire de l'embryon du *Phœnix dactylifera* par la présence des méats intercellulaires; s'il en est ainsi dans les embryons très voisins des Joncées, la radicule serait tout à fait réduite : les dernières coupes seulement, en arrivant à la coiffe, sont dépourvues de méats (coupes en série de 10 µ d'épaisseur au microtome Dumaige).

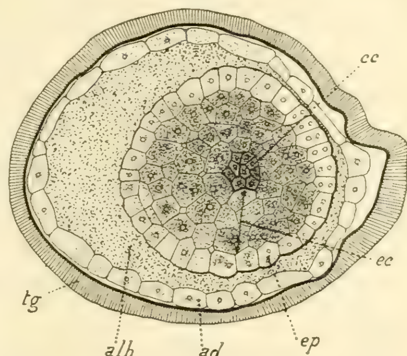


Fig. 2. — Coupe transversale dans la région inférieure, près du micropyle. Mêmes lettres que fig. 1. Les deux téguments sont restés accolés.

Si l'on revient à l'embryon moins différencié des *Juncus* vivaces, du *J. glaucus* par exemple, on voit qu'il ne diffère de celui du *J. bufonius* que par l'absence de la gemmule. Il s'est arrêté un peu plus tôt dans son développement, mais la masse allongée dans l'albumen et formant la plus grande partie du volume total de l'embryon est bien un cotylédon impossible, il est vrai, de séparer de la radicule ; il ressemble tout à fait à la partie terminale d'un jeune embryon dicotylédoné avant l'apparition des deux mamelons cotylédonaires. La germination fera passer cet embryon par les stades connus du *J. bufonius* sur lequel il était simplement en retard ; ce retard se manifeste d'ailleurs sur toute la plante : les Joncs annuels sont plus précoces et fructifient dès le printemps, plusieurs mois avant les Joncs vivaces dont le rhizome assure la pérennité.

(1) Flahault, *loc. cit.*

## Genre **Luzula**.

Dans ce groupe, le développement de l'embryon est beaucoup plus facile à observer, grâce à sa grande taille; il présente les principaux stades suivis dans les *Juncus*. Après la formation de l'œuf, une cloison transverse donne toujours deux éléments superposés que j'appellerai encore E et S (Pl. III, fig. 38). C'est la cellule E qui se divise la première et verticalement (Pl. III, fig. 39); on a vu que dans les *Juncus*, la cellule S pouvait se diviser en premier lieu, mais transversalement; j'ai également observé ce cas dans les *Luzula*. Les deux cellules formées se divisent à leur tour dans le même sens ou bien tangentiellement : on a ainsi quatre cellules placées au-dessus de S (Pl. III, fig. 41). Mais cette dernière presqu'en même temps s'est divisée pour donner d'abord deux cellules superposées : l'inférieure, large et épaisse, fixe l'embryon à la base du nucelle persistant au-dessus du micropyle; elle reste stationnaire, pourvue de vacuoles provenant de la grosse vacuole primitive de l'œuf qui s'est fragmentée et distribuée surtout dans l'intérieur de S. La supérieure, aussi large, mais plus mince, se divise encore transversalement, ce qui donne trois cellules; ce stade correspond à la (Pl. I, fig. 5) de *J. bufonius* et à la (Pl. II, fig. 23 et 24) de *J. lamprocarpus*. Mais dans les Luzules, la cellule moyenne se divisera de nouveau dans le même sens pour porter à quatre le nombre des éléments provenant de S (Pl. III, fig. 46); les trois inférieurs disparaîtront plus tard comme les deux inférieurs correspondants des Joncs, ils jouent ainsi le vrai rôle de suspenseur; la présence d'une cellule supplémentaire qui se résorbe en plus s'explique par le grand volume de l'embryon qui a besoin d'être plongé plus avant dans l'albumen.

La cellule supérieure correspondant à l'hypophyse de Hanstein (1), à la suite de cloisonnements verticaux, forme

(1) Hanstein, *loc. cit.*

de bonne heure une assise à la base du tissu provenant de E; on verra cette assise se multiplier lentement et se différencier pour former une partie de la radicule comme dans le genre *Juncus*.

Mais pendant ce temps, les quatre premières cellules de E ne sont pas restées inactives (Pl. III, fig. 42); elles ont tout d'abord constitué un épiderme coiffant une, puis deux cellules centrales disposées côte à côte. Ces dernières se divisent d'abord verticalement (Pl. III, fig. 43), puis transversalement, ce qui augmente en largeur et en hauteur le corps de l'embryon; l'épiderme s'accroît à mesure par des cloisonnements latéraux; on n'observe jamais de section tangentielle.

Ce développement est semblable à celui qui a été décrit pour les Joncs. L'embryon à ce stade présente encore la forme d'une toupie dont le suspenseur serait la pointe (Pl. III, fig. 49). Au-dessus de cette pointe formée par les trois cellules inférieures indivises, l'assise provenant de l'hypophyse a la forme d'une voûte, la partie convexe unie à la masse embryonnaire supérieure, la partie concave emboîtant vers le bas le vrai suspenseur. Cette incurvation est due au grand et précoce développement de la partie supérieure qui tend à enfoncer l'embryon tout entier dans l'albumen; l'assise inférieure qui est fixée à la périphérie au-dessous de l'épiderme est attirée par cette croissance et obligée de se courber. Les trois cellules éphémères du suspenseur profitent de l'espace qui leur est ainsi accordé pour s'accroître en épaisseur; lorsque l'activité cellulaire se portera vers le bas, on sait qu'elles seront aplaties contre le micropyle avant d'être résorbées complètement.

Les cloisonnements, après avoir élargi l'extrémité supérieure, deviennent plus fréquents à l'autre extrémité, et l'embryon, jusque-là en forme de poire ou de toupie, devient ovale, toujours terminé par la pointe du suspenseur.

On voit (Pl. III, fig. 43 à 49) les premières divisions verticales de l'assise hypophyse; jusque-là, comme dans les *Juncus*,

cette assise continuait à peu près régulièrement l'épiderme provenant de E; ses cellules périphériques en se multipliant pressent et entourent de toutes parts l'extrémité supérieure du suspenseur qui se trouve comme enfoncé dans le nouveau tissu, l'assise superficielle ainsi formée n'est plus en continuité avec l'épiderme, elle s'en sépare nettement sur les côtés par l'existence de la première cloison tangentielle (Pl. III, fig. 50); elle constitue le premier segment de la coiffe. Au-dessus du suspenseur réduit, maintenant en déchéance, les divisions tangentielles de la périphérie sont devenues horizontales pour donner deux assises superposées et très étroites; elles renferment en puissance les initiales de la coiffe et d'une partie de la radicule : à la suite d'un cloisonnement transverse de la supérieure, on voit en effet deux nouvelles assises se former (Pl. III, fig. 51 à 55); l'une se relie sur les côtés à la dernière cellule de l'épiderme qui entoure maintenant l'embryon; l'autre, placée au-dessous, renfermera les initiales de la coiffe qui commence à se détacher.

L'assise qui par ses cloisons latérales ajoutera vers le bas de nouveaux éléments à l'épiderme renferme encore les initiales de toute l'écorce radiculaire, qui a par conséquent la même origine que la coiffe. Les initiales du cylindre central se différencieront au-dessus, à la base du tissu provenant de E et sont d'origine différente.

On peut donc vérifier facilement dans le genre *Luzula* le développement de l'embryon que la petitesse des ovules rendait délicat à suivre dans le genre *Juncus*.

Les Luzules permettent également de mieux discerner la valeur anatomique des différentes parties de l'embryon. Dans les derniers stades du développement, j'ai toujours vu apparaître la gemmule, mais pour en suivre la différenciation, il faudrait une série de coupes à différents âges et passant encore par les initiales de la radicule. Or, ce n'est qu'au hasard qu'on peut se confier pour rencontrer à l'intérieur d'un ovule lui-même inclus dans la paraffine l'axe

d'un embryon avec initiales et bourgeon gemmaire ; c'est ainsi que parmi des centaines de coupes, quelques-unes seulement m'ont offert ces conditions :

La Planche III (fig. 56) représente la gemmule à un état très jeune, à peine distincte des tissus environnants ; l'embryon qui la renferme est déjà de grandes dimensions : au-dessus des initiales de l'écorce, le cylindre central qui n'était qu'indiqué aux stades précédents (Pl. III, fig. 53, 54 et 55) se montre plus large ; l'écorce a atteint ses dimensions normales ; elle se compose de rangées de cellules assez régulières diminuant de taille vers l'intérieur, près des futures cellulaires vasculaires ; dans la région moyenne, elles sont au nombre de six et n'augmenteront plus. Elles se réduisent peu à peu vers l'extrémité supérieure rétrécie en cône ; leurs cellules en cette région deviennent au contraire plus grandes. Les divisions latérales dans les cellules épidermiques indiquent cependant que la croissance n'est pas achevée.

La coiffe maintenant bien distincte s'est enfin débarrassée du suspenseur ; son assise externe s'est développée en largeur et occupe presque toute la base de l'embryon ; elle s'est étendue jusqu'au tégument ainsi que la masse tout entière qui, d'abord ovale, a pris la forme d'un tronc de cône ; son tissu interne encore réduit ne contient que deux assises étroites et superposées au-dessous de l'épiderme.

La gemmule naît latéralement comme dans les *Juncus* annuels, et tout à fait à la base ; son apparition trouble à peine la structure du tissu cortical dont elle occupe la place ; on voit un arc cellulaire prendre un aspect particulier, s'isoler de l'assise qui le recouvre : c'est l'épiderme gemmaire. Le tissu interne, vers l'intérieur s'appuie aux cellules allongées du cylindre central sans en modifier la direction ; vers l'extérieur, il arrive à occuper toute l'écorce moins une seule assise sous-épidermique ; enfin, on doit aller chercher sa naissance tout près des initiales du cylindre central.

Cette disposition montre que la presque totalité de l'embryon est formée par le cotylédon, ainsi mis en évidence ;

entre ce bouton gemmaire et l'épiderme inférieur, on peut en effet compter tout au plus une assise de cellules appartenant à l'écorce de la radicule; on peut même dire qu'aux stades précédents, toute la masse située au-dessus de la coiffe constitue le cotylédon: l'assise intermédiaire qui se relie sur les côtés à son épiderme représente l'origine de a lradicule; par ses initiales, on sait qu'avec l'épiderme inférieur, elle donnera plus tard l'écorce. On a vu encore que les initiales du cylindre central sont apparues immédiatement au-dessous des éléments vasculaires du cylindre central cotylédonaire; or leur multiplication est à peine commencée puisque le bourgeon gemmaire prend naissance à côté; on voit donc que si l'écorce de la radicule est très réduite, son cylindre central l'est encore davantage. La gemmulene pouvant appartenir à la radicule ni prendre naissance à l'intérieur du cotylédon, il faut, pour expliquer son origine, admettre l'existence d'un axe hypocotylé, mais cet axe est excessivement étroit, composé d'une ou deux assises cellulaires.

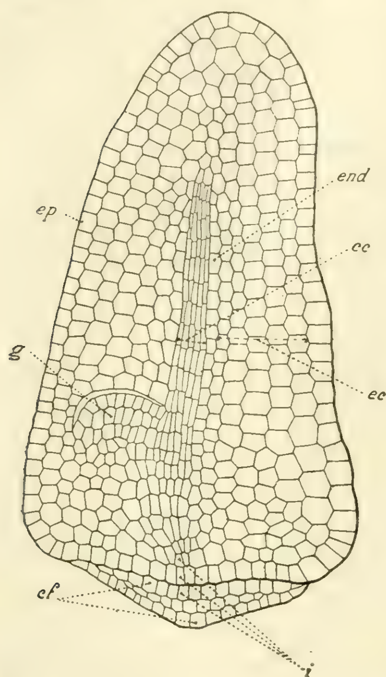


Fig. 3. — Coupe axiale d'un embryon de *Luzula campestris*. Gr. 300. — *cf*, coiffe; *i*, initiales; *ép*, épiderme; *éc*, écorce; *end*, endoderme; *cc*, cylindre central; *g*, gemmule.

Dans la graine mûre, les différentes parties de l'embryon adulte sont plus faciles à déterminer (fig. 3). L'écorce, toujours formée de six rangées de cellules régulières, s'est partagée en deux régions de chacune trois rangées : une zone externe sous-épidermique formée de grandes cellules et une zone interne, plus mince, adjacente au cylindre central.

Celui-ci comprend sur une coupe axiale cinq ou six cordons de cellules allongées, très étroites, et qui dès les premiers jours de la germination peuvent se différencier en vaisseaux conducteurs; il s'étend assez haut vers l'extrémité cotylédonaire, occupant environ les trois quarts de la longueur totale de l'embryon et présente partout la plus grande régularité.

La coiffe s'est encore étendue en surface; son assise externe, composée au stade précédent de cellules allongées dans le sens vertical, s'est aplatie contre le tégument, poussée par le développement de l'embryon vers le micropyle; le segment supérieur qui contient les initiales, d'abord le plus réduit, s'est étendu au-dessus et en dehors du segment moyen, recouvrant ainsi les bords du segment inférieur; il est formé de grandes cellules qui alternent avec celle de l'épiderme inférieur de la radicule et qui malgré cette multiplication récente demeureront inactives jusqu'à la germination. La coiffe ne contient donc toujours que trois segments superposés; son indépendance s'est encore accentuée, et si l'on n'avait suivi son développement, il serait impossible de croire à son origine commune avec la base de la radicule.

Dans la Planche III (fig. 56), les initiales de l'épiderme inférieur et de la coiffe étaient de même taille et formaient un méristème homogène; maintenant (fig. 3), l'épiderme de la radicule a grandi et se sépare nettement de l'assise inférieure; il ne se distingue plus de celui du cotylédon, qui le prolonge exactement, de sorte qu'il serait encore impossible de leur attribuer une origine différente sans l'étude précédente sur leur développement.

La gemmule dans cet embryon a pris également de nouvelles dispositions. Son épiderme formé de cellules allongées, serrées les unes contre les autres, est séparé du tissu cotylédonaire environnant par une sorte de fossé; le parenchyme interne tout entier, par ses cellules étroites et allongées caractérise l'organe et ne peut être confondu avec le

parenchyme cortical du cotylédon; de plus, la gemmule s'est éloignée des initiales de la radicule et une épaisseur de quatre ou cinq assises cellulaires constitue un axe hypocotyle. Dans cette région, le cylindre central, tout en se prolongeant directement dans le cotylédon, envoie dans le tissu gemmaire deux ou trois rangées d'éléments vasculaires; il n'est pas douteux que le cylindre central de la gemmule prend naissance dans celui qui s'est différencié au-dessus des initiales de la radicule et qui s'est mis en continuité avec celui du cotylédon déjà existant. On voit également que l'axe hypocotyle occupé par le bourgeon gemmaire dans la figure 3 est constitué par la base de ce bourgeon, après son accroissement dans la Planche III (fig. 56); or, c'est à partir de ce point et aux dépens de cette région que se différencieront bientôt les premières feuilles; l'axe hypocotyle, base de ces feuilles, s'allongera et plus tard dans la plante constituée, il deviendra la tige qui dans les Joncées se montre fort tard.

On peut rapprocher ces résultats de ceux fournis par les belles recherches de L. Flot, sur l'origine foliaire de la tige (1). Flot partant du sommet végétatif montre, en effet, qu'une parfaite continuité existe dès l'origine entre les tissus homologues de la feuille, du bourgeon axillaire et de la tige proprement dite; il considère la tige comme composée d'une série de segments foliaires; on vient de voir que dans l'embryon même, c'est le bourgeon gemmaire la base de toute la plante aérienne. Flot décrit en outre l'union des méristèmes vasculaires de la feuille et de la tige; on vient de montrer qu'ils ne font qu'un dans l'embryon.

Une coupe transversale rencontrant la gemmule, nous fournit encore quelques renseignements sur la constitution de l'embryon adulte (fig. 4). L'épiderme partout régulier se replie en dedans à hauteur de la gemmule et forme une sorte de boutonnière fermée. L'extrémité des bords accolés vient aboutir au fossé qui entoure le bourgeon gemmaire et

(1) Léon Flot, *C. R. de l'Acad. des Sc.*, 31 déc. 1900, et 23 mars 1903.

se raccorde aux cellules de l'écorce. Cette boutonnière constitue l'ébauche de la future gaine qui ne s'ouvrira qu'après la germination pour la sortie de la première feuille. Elle ne s'étend que sur une faible hauteur, une épaisseur de quelques cellules seulement, car au-dessus et au-dessous, l'épiderme demeure partout continu.

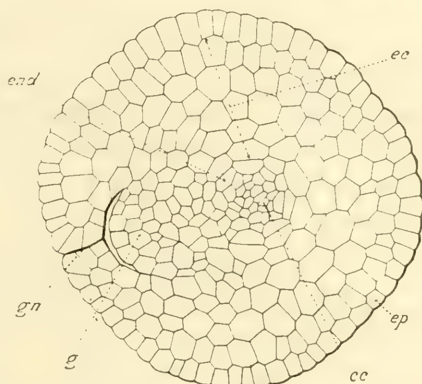



Fig. 4. — Coupe transversale d'un embryon de *Luzula Forsteri*. Gr. 300. — *ép*, épiderme ; *éc*, écorce ; *end*, endoderme ; *cc*, cylindre central ; *g*, gemmule ; *gn*, gaine.

Le tissu cortical n'offre rien de particulier en dehors de cette région où il est troublé par le méristème de la gemmule ; l'assise sous-épidermique cependant est plus étroite, et dans l'assise interne des cloisons tangentielles indiquent la formation de l'endoderme. Enfin dans le cylindre central, on peut déjà reconnaître un premier vaisseau ligneux adossé au tissu gemmaire et trois vaisseaux libériens à l'extrémité opposée ; mais on les distingue par leur forme et non par la structure de leur paroi qui n'offre point encore les caractères du tissu conducteur.

Dans les Luzules, l'embryon présente partout la même forme et la même différenciation ; sa taille en rapport avec la graine varie suivant les espèces : très grande dans *Luzula pediformis*, un peu moindre dans *L. Forsteri* et *L. vernalis*, plus petite dans *L. campestris* et ses variétés *L. glomerata* et *L. multiflora*. Si on le compare avec celui des *Juncus*, il est quatre ou cinq fois plus gros que dans les *Juncus* vivaces ; on doit faire exception pour celui du *J. squarrosus* qui est moins disproportionné ; celui des *Juncus* annuels varie suivant qu'il demeure imparfait ou se constitue une gemmule.

En résumé, le développement de l'embryon dans les

Joncées montre, malgré tout, une grande uniformité. Les diverses espèces du genre *Luzula* ne présentent entre elles aucune différence ; par leur grande différenciation, elles occupent le sommet de la famille et se relient aux *Juncus* annuels. Le *J. squarrosus* doit être rangé à part : il se rapproche des Luzules par la grosseur de sa graine et de son embryon, mais par sa différenciation moindre, il se place à côté des autres Joncs vivaces. Ces derniers, tous semblables, peuvent être rangés à la base du groupe.

## III. — CE QUE DEVIENNENT LES ANTIPODES.

On a vu au moment de la fécondation une des trois antipodes devenir proéminente et s'avancer vers l'intérieur du sac. Cette antipode médiane continue à se développer (Pl. IV, fig. 57, 58, 60) ; sa coloration intense à l'hématoxyline ou à l'éosine montre son activité protoplasmique. Les deux antipodes latérales, au contraire, restées plus petites, se colorent à peine ; leur noyau n'a plus de forme précise et se diffuse dans le protoplasme périphérique plus clair qui se confond lui-même avec les réserves du sac ; il n'y a pas trace de membrane (Pl. III, fig. 36). Elles ont encore perdu leur individualité, et sur les coupes en série, elles se trouvent souvent rejetées par le rasoir en dehors de leur place normale aux côtés de l'antipode médiane. Cette dernière devient, aussitôt après la fécondation, le centre d'une activité très curieuse : son noyau volumineux se divise en plusieurs autres de différentes grosseurs qui demeurent au sein du protoplasme ; ils manquent d'abord de nucléole et n'ont qu'un faible pouvoir colorant ; mais bientôt, pendant que l'antipode mère dépourvue de membrane semble se dilater, les nouveaux noyaux se répandent irrégulièrement à sa périphérie où ils se reconstituent. Ils s'entourent de protoplasme, possèdent un nucléole et peuvent se multiplier à leur tour pendant que de nouvelles divisions partent de l'in-

térieur (Pl. IV, fig. 61, 64, 65). Cette activité se continue assez longtemps ; elle cesse lorsque l'albumen remplit en partie le sac embryonnaire. Le tissu ainsi formé se compose alors d'une masse transverse, ovoïde, qui sépare l'albumen du nucelle persistant au-dessus de la chalaze (Pl. V, fig. 73, 75 ; Pl. VI, fig. 78) ; les noyaux en nombre variable, une dizaine environ, occupent la surface où tout le protoplasme s'est concentré ; l'intérieur ne présente point de coloration et ne renferme pas de réserve ; à aucun moment, il n'apparaît de membrane séparant chaque élément qu'on peut ainsi considérer comme une énergide indépendante.

Lorsque l'embryon possède une dizaine de cellules, la sphère à son maximum de développement se vide de plus en plus ; les énergides montrent une évidente régression ; leur noyau perd sa netteté pendant que le protoplasme environnant se désagrège ; il n'y a plus bientôt que des granulations en contact direct avec l'albumen. C'est ce dernier tissu qui paraît hériter de la résorption antipodiale, car c'est à ce moment que les cellules albuminifères contiguës présentent leur maximum de chromaticité. On pourrait ainsi considérer l'antipode médiane comme une cellule-mère d'un second endosperme très éphémère, digéré par le premier qui à son tour nourrit l'embryon ; mais son rôle ne s'arrête pas là : le plus souvent la place qu'elle occupait reste vide et s'entoure d'un tissu membraneux ; une sorte de chambre interne sépare ainsi l'albumen du nucelle non digéré et préserve celui-ci qui persistera à la maturité de la graine. Parfois le tissu membraneux s'étend aussi vers l'intérieur et remplit en partie la cavité.

Guignard a observé avant la fécondation un phénomène à peu près semblable dans les trois antipodes de certaines Renonculacées (*Hepatica*, *Clematis*) ; il décrit de nombreuses masses nucléaires qui ne tardent pas à se fondre dans le protoplasme ambiant (1).

(1) Guignard, *Recherches sur le développement du sac embryonnaire* (Ann. des Sc. nat., pl. V, fig. 85 et 86, 1882).

Depuis, Westermaier a suivi cette multiplication des antipodes dans d'autres Renonculacées (1); il y a quelques années, Miss E. N. Thomas publiait une note sur la persistance des antipodes dans *Caltha palustris* (2) et récemment, Guignard décrivait encore dans *Anemone nemorosa* une antipode avec quatre noyaux (3).

Dans un travail sur les Aroïdées, Douglas Houghton Campbel montre dans toutes les espèces qu'il a étudiées un développement considérable des trois antipodes *Aglaonema*, *Lysichiton*, *Anthurium* (4). Hofmeister avait également décrit un tissu analogue dans *Arum orientale* (5). Campbel avait déjà indiqué un fait semblable dans les Typhacées (*Sparganium*) où il a compté jusqu'à cent cinquante cellules antipodiales (6).

En rappelant le même phénomène observé par Hofmeister dans les Graminées, il prévoit que c'est un caractère commun à toutes les Monocotylédones inférieures, et il en conclut que le tissu formé par la multiplication des antipodes doit être considéré comme une preuve d'infériorité.

Les recherches de G. Hill sur l'embryogénie du *Triglochin maritimum* (7), et les résultats que j'expose ici même dans cette étude sur l'embryogénie des Joncées sembleraient confirmer les vues de Campbel. Hill montre, en effet, dans le Triglochin un tissu antipodial très voisin de celui que j'ai décrit; il en diffère par une légère cloison qui

(1) Westermaier, *Zur Embryologie der Phanerogamen, inbesondere über die sogenannten Antipoden. Halle* (Acad. Leop., 1890).

(2) Thomas, *Double fertilization in* Caltha palustris (Annals of Botany, vol. XIV, 1900).

(3) Guignard, *La double fécondation chez les Renonculacées* (Journ. de Bot., XV, 1901).

(4) Campbel, *Studies on the Araceæ* (Annals of Botany, vol. XIV, n° 53, march 1900).

(5) Hofmeister, *Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen Monocotyledonen.* Leipzig, 1861.

(6) Campbel, *Studies on the Flower and Embryo of* Sparganium (Acad. of Sc., 1899).

(7) Hill, *The structure and Development of* Triglochin maritimum (Annals of Botany, vol. XIV, march 1900).

apparaît entre les noyaux; Hill n'a pu établir si la multiplication a lieu par fragmentation ou par mitose; il n'indique pas non plus si les trois antipodes participent au développement; ses dessins au moment de la fécondation, représentent cependant une antipode médiane plus voluneuse, comme dans les Joncées.

Mais M[lle] Goldflus (1) étendant à toutes les Composées, les observations de Chamberlain (2) sur l'*Aster Novæ Angliæ*, a constaté les mêmes productions chez ces plantes qu'on s'accorde pourtant à ranger au sommet du règne végétal.

P. Guérin (3), dans les Gentianes, décrit également la multiplication d'antipodes dont les noyaux en nombre variable, parfois une douzaine, arrivent au contact du tégument après la résorption du nucelle; elles persistent jusqu'à la fécondation et digèrent une grande partie du tégument ovulaire.

La présence de cellules antipodes qui se multiplient et persistent plus ou moins longtemps ne peut donc servir de criterium dans la classification.

D'ailleurs aucun auteur n'a pu expliquer d'une façon générale leur rôle physiologique, pas plus que leur signification anatomique :

Hofmeister (4) ne fait que les décrire; Hegelmaier (5) pense « qu'elles pourraient être le départ de l'albumen »; Guignard (6) ainsi que Strasburger (7) les considèrent comme un résidu organique ou un prothalle femelle. Chamberlain (8) ne voit aussi en elles qu'un tissu résidu; « selon les cas, l'une ou l'autre de ces cellules pourrait en-

(1) Goldflus, *Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées* (Journ. de Bot., 1898-1899).

(2) Chamberlain, *The embryo-sac of* Aster Novæ Angliæ (Bot. Gazette, vol. XX).

(3) P. Guérin, *Sur le sac embryonnaire et en particulier les antipodes des Gentianes* (Journ. de Bot., mars 1903).

(4) Hofmeister, *loc. cit.*

(5) Hegelmaier, *Zur Entwickelungsgeschichte monocotyledoner Keime* (Bot. Zeitung, 1874).

(6) Guignard, *loc. cit.*

(7) Strasburger, *Ueber Befruchtung und Zelltheilung*, 1879.

(8) Chamberlain, *loc. cit.*

core fonctionner comme œuf ». Westermaier (1) montre que le transport des substances nutritives ne peut se faire que par la région des antipodes ; « le transport de l'amidon de la chalaze vers les antipodes est probable et ces dernières doivent servir d'intermédiaire entre le sac embryonnaire, l'embryon et les tissus de l'ovule ».

Pour Ikeda (2) les antipodes ont une extraordinaire activité nutritive; elles sont le centre de l'absorption, de l'assimilation et du transport des matériaux nutritifs par le sac embryonnaire. M[lle] Goldflus (3) admet qu'elles fonctionnent dans les Composées comme des cellules digestives, dissolvant les tissus ovulaires péri-épithéliaux, « elles pénètrent comme un suçoir dans la partie axiale de l'ovule et sont en rapport avec un cordon de cellules conductrices dirigées vers l'extrémité du faisceau raphéal ». P. Guérin (4) montre que dans les Gentianes, les antipodes digèrent presque complètement le tégument ovulaire et ne disparaissent que lorsqu'elles ont achevé une tâche qui leur paraît dévolue. Enfin on sait que Campbel (5) voit en elles un témoignage de l'infériorité de l'espèce.

Dans les Joncées, l'antipode dont j'ai suivi le développement a, comme on l'a vu, un rôle nettement effacé. Si l'on considère avec Guignard la fragmentation du noyau et du protoplasme sans division cellulaire comme un phénomène de sénilité, une évolution propre du noyau, on peut comparer le rôle physiologique de cette antipode à celui des cellules éphémères du suspenseur. L'une est résorbée par l'albumen, les autres directement par l'embryon. Cette comparaison est d'autant mieux justifiée que Guignard (6) a

(1) Westermaier, *Zur Physiologie und Morphologie des Angiospermen Samenknospe*. Halle, 1890.

(2) Ikeda, *Bull. of the College of Agriculture* (Tokyo, Imp. Un., 1902, vol. V, p. 41). — Bot. Centralblatt, 1902, t. II, p. 289.

(3) Goldflus, *loc. cit.*

(4) P. Guérin, *loc. cit.*

(5) Campbel, *loc cit.*

(6) Guignard, *Recherches anatomiques et physiologiques sur l'embryogénie des Légumineuses*, p. 63, 1882.

montré dans les Viciées une semblable multiplication des cellules du suspenseur.

De plus, et à l'opposé de ce qui se passe dans les Composées et dans les Gentianes, la masse antipodiale des Joncées arrête le développement de l'albumen et protège le nucelle au lieu de le digérer. Elle se comporte ainsi comme l'hypostase décrite par Van Tieghem (1) ; ce tissu empêche en effet de la même façon « la croissance longitudinale de l'albumen vers le bas et protège contre toute destruction la région plus ou moins épaisse du nucelle qui le sépare de la chalaze ». D'ailleurs cette action est bien en rapport avec le rôle d'un tissu mort ou tout au moins en voie de régression ; et si au début on peut croire à une sorte d'endosperme secondaire, on a surtout une masse résiduelle accomplissant par sa déchéance même un rôle protecteur. Je montrerai plus loin que ce tissu contribue encore, d'une façon indirecte, à favoriser la nutrition de l'ovule.

On voit en résumé qu'il n'est pas possible de définir la fonction des antipodes : souvent nulle, elle peut devenir importante, mais elle varie en général suivant l'espèce considérée. Au point de vue anatomique, on peut les regarder comme des cellules endospermiques capables, dans certains cas, de se multiplier ; le tissu qu'elles forment correspond alors à l'endosperme des Gymnospermes ou au prothalle des Cryptogames vasculaires. On peut ainsi avec Campbel expliquer l'importance de ce tissu dans les Monocotylédones et dans les Renonculacées, mais, comme on l'a déjà dit, sa présence dans certaines Dicotylédones ne permet pas d'en tirer parti pour la classification ; il faut cependant observer que les antipodes des Composées et des Gentianes se comportent tout autrement que dans les Monocotylédones au point de vue morphologique et qu'elles y jouent physiologiquement un rôle différent.

(1) Ph. Van Tieghem, *L'hypostase dans le fruit et dans la graine* (Bull. du Muséum, VIII, p. 43, 1902).

## IV. — FORMATION DE L'ALBUMEN.

La première division du noyau secondaire est oblique et les deux premiers noyaux de l'albumen se séparent dans le même sens (Pl. IV, fig. 57). On pourrait les confondre avec les noyaux polaires, mais ils en diffèrent par deux traînées protoplasmiques plus denses et plus chromophiles. Ils s'écartent de plus en plus et se dirigent vers les pôles du sac embryonnaire ; c'est à cet instant seulement qu'a lieu la fécondation de l'oosphère. Chacun des deux noyaux se divise ensuite verticalement pour en donner deux autres disposés côte à côte dans le plan horizontal (Pl. IV, fig. 58) ; les deux couples ainsi formés se dédoublent aussitôt par des cloisons transversales, et les nouveaux noyaux s'écartent rapidement des premiers : on a ainsi huit noyaux en deux rangées à peu près parallèles à l'axe de l'ovule ; bientôt, les deux couples extrêmes arrivent l'un près de l'embryon formé de deux éléments, l'autre près de l'antipode médiane persistante (Pl. IV, fig. 60).

Dans le genre Luzula, ils n'y parviennent qu'au stade suivant qui compte par conséquent seize noyaux, les divisions ayant lieu à peu près simultanément ; cette différence est due simplement au plus grand diamètre du sac embryonnaire des Luzules (Pl. IV, fig. 61). Après la division de l'œuf, les deux noyaux supérieurs se placent de chaque côté, à la limite de l'embryon et du suspenseur (Pl. IV, fig. 59) ; au pôle opposé, ils s'appliquent à la surface de l'antipode en voie de multiplication.

Le rôle nourricier de l'albumen a évidemment commencé et ce tissu va s'accroître parallèlement avec l'embryon et bien plus vite ; on peut dire que le suc endospermique primitif ne participe pas à la nutrition de l'embryon qui trouve dès sa naissance un albumen constitué ; quant au développe-

ment de l'antipode médiane, il a peut-être lieu aux dépens de l'albumen, mais on sait qu'il sera de courte durée.

Les réserves granuleuses se sont étendues vers la paroi du sac qu'elles tapissent bientôt, laissant à l'intérieur un grand espace vide, comme une immense vacuole; elles se condensent autour des noyaux placés à égale distance les uns des autres et qui fonctionnent ainsi comme autant d'énergides. Ces noyaux sont assez gros, de forme sphérique et à peu près tous de même taille; ils renferment un volumineux nucléole en tous points semblable à celui des cellules de l'embryon. Sur les préparations, malgré les liquides fixateurs employés, il arrive souvent que les noyaux avec la gaine nutritive sont séparés de la paroi du sac et rejetés vers l'intérieur. Néanmoins on voit toujours qu'ils vont recevoir à la périphérie les sucs nourriciers; ces derniers viennent en effet du faisceau raphéal par la chalaze et se disséminent régulièrement dans le nucelle.

Au moment où les noyaux commencent à remplir le sac, on voit dans la couche protoplasmique pariétale, les réserves se disposer en bandes granuleuses irrégulières et perpendiculaires à la paroi; elles séparent les noyaux dont la multiplication continue et se réunissent vers l'intérieur à d'autres trabécules qui ne tardent pas à constituer de véritables éléments cellulaires en entourant tous les noyaux; ceux-ci forment chacun le centre d'un réseau protoplasmique qui rayonne vers la surface de la cellule (Pl. IV, fig. 62); on remarque entre les rayons, des cavités assez grandes représentant autant de vacuoles.

Jusque-là, les substances de réserves étaient purement albuminoïdes, mais les traînées granuleuses deviennent plus régulières, plus minces et finalement présentent les réactions de la cellulose; c'est la membrane cellulaire définitive qui se montre (Pl. IV, fig. 63).

A ce moment, l'embryon n'est encore formé que de quatre éléments, et les cellules de l'albumen l'enveloppent complètement dans toute sa partie supérieure. La région inférieure

du suspenseur, appelée à disparaître, se trouve seule au dehors. On peut voir ici les rapports physiologiques de l'albumen et du suspenseur, à condition toutefois de donner à ce dernier sa véritable importance. J'ai montré plus haut la dualité de cet organe dont une partie persiste pour former la radicule ; la région éphémère étant très rudimentaire, réduite à deux cellules, et comme en dehors de son rôle de fixation, elle doit être absorbée, il est naturel que l'albumen vienne très tôt et abondamment pourvoir à son insuffisance pour assurer la nutrition du jeune embryon. On a en effet observé que lorsque le suspenseur est très développé, l'albumen ne se montre que plus tard quand cet organe commence à s'épuiser. Guignard l'a particulièrement bien mis en évidence dans le vaste groupe des Légumineuses où le suspenseur est parfois énorme comme dans les Viciées, ou bien très réduit comme dans les Mimosées et les Cæsalpiniées (1).

Dans les Joncées, l'albumen remplit donc le sac dès les premiers cloisonnements de l'embryon, et ce tissu est d'abord partout identique ; les membranes cellulaires sont toujours minces, mais complètement cellulosiques ; elles se sont débarrassées de leurs granulations protoplasmiques et les réserves encore sillonnées de vacuoles augmentent à leur intérieur. Les divisions des noyaux ne se font plus simultanément et certaines cellules peuvent en renfermer deux sans trace de lame séparatrice, alors que la cloison est complète sur des éléments voisins.

Autour de l'embryon, les cellules sont plus petites et plus serrées ; un grand pouvoir colorant indique leur vitalité, et leur multiplication est rapide ; mais bientôt les plus proches se résorbent, digérées par l'embryon pendant que les autres gardent toujours leurs propriétés d'active nutrition.

Au pôle opposé, on assiste à d'autres phénomènes : l'albumen forme d'abord un tissu bien vivant qui occupe toute

(1) Guignard, *loc. cit.*

l'extrémité du sac au-dessous de l'antipode persistante; mais lorsque cette antipode perd son contenu, les cellules voisines qui paraissent en profiter d'abord ne tardent pas à dépérir à leur tour; on remarque parfois dans leur protoplasme qui devient moins dense deux ou trois noyaux, et si une membrane de séparation apparaît, elle demeure incomplète; le tissu se colore encore moins fortement... tout cela indique le déclin de ces cellules; leur produit est sans doute entraîné par la périphérie vers la région micropylaire, et leurs restes peuvent contribuer avec les débris de l'antipode à préserver le nucelle chalazien.

L'albumen ne tarde pas à atteindre son maximum de développement. Il détruit de proche en proche le nucelle dont il prend la place; son assise superficielle lui permet sans doute cette absorption grâce à un contenu de diastase particulière. L'assise épithéliale (Pl. V, fig. 74 et 75, et Pl. VI, fig. 78) seule résiste plus longtemps; elle a gardé ses cellules vivantes, mais elle disparaît également, d'abord vers le micropyle, puis sur les côtés; elle persiste au-dessus. L'albumen s'arrête en effet : il s'étend depuis le vide laissé par l'antipode jusqu'au micropyle, et il est en contact avec le tégument interne sur tout le pourtour de la région inférieure, sauf près du micropyle. Son assise superficielle bien caractérisée par ses cellules longues et aplaties correspond à l'assise digestive ou protéique. A la maturité, cette assise entoure complètement l'albumen; elle a laissé intact le nucelle dans la région située sur les côtés et au-dessus des débris antipodiaux auxquels elle se raccorde.

Elle ne correspond donc pas au point de vue anatomique à l'assise épithéliale et sa formation est guidée par son rôle physiologique; l'étude des réserves va nous le montrer.

Le contenu cellulaire de l'albumen s'est modifié profondément avec l'extension de ce tissu. Les grandes vacuoles signalées au début se sont fragmentées en plusieurs petites, distribuées irrégulièrement comme autant de grains clairs au sein du protoplasme. Celui-ci se colore moins fortement.

son activité semble affaiblie par le développement rapide de l'embryon, mais comme l'ovule encore très jeune est toujours alimenté abondamment, le protoplasme se reconstitue et s'enrichit de nouveaux produits. A l'intérieur des vacuoles, apparaissent des granulations que l'hématoxyline colore fortement ; elles grandissent en même temps que le protoplasme devient plus dense. Elles naissent dans des leucites colorés en rose, car les vacuoles n'étaient autres que des hydroleucites. Ces leucites sont pour la plupart l'origine d'autant de grains d'amidon : on voit en effet les granulations grossir, remplissant peu à peu les petits espaces clairs qui correspondent aux plastides ; les grains se colorent d'abord en rose violet en présence de l'eau iodée, puis ils prennent bientôt la couleur bleu violet caractéristique.

Ils achèvent leur croissance bien avant la maturité de la graine ; ils sont de taille inégale, en général fort petits et il faut les forts grossissements de l'immersion pour bien les observer ; de forme sphérique ou légèrement ovale, ils sont en général simples, quelquefois groupés par trois ou quatre. Leur structure est concentrique avec un hile bien central ; les plus petits paraissent homogènes, sans couche concentrique ni noyau (Pl. IV, fig. 66 et 67) ; les plus gros seulement montrent vers la périphérie des cercles très rapprochés et de réfringence presque égale. Le hile ou noyau est bien distinct sur les grains secs ; il est en général fissuré comme dans la graine du haricot (Pl. IV, fig. 68).

A côté des granules amylacés précédents, on voit apparaître plus tard, au centre d'hydroleucites voisins, des corpuscules que l'hématoxyline colore également en brun ; le leucite dans lequel ils prennent naissance se colore aussi, mais plus légèrement. Ils se distinguent encore des amyloleucites par leur plus grand volume. A la maturité de la graine, le corpuscule seul se colore fortement par l'acide osmique en solution très étendue ; le reste du leucite, c'est-à-dire la vésicule environnante, demeure plus claire et entourée d'une

fine membrane; on se trouve en présence d'un grain d'aleurone renfermant un globoïde (Pl. IV, fig. 66 et 69).

Des coupes de graines presque mûres fixées à l'acide picrique et n'ayant pas subi le contact de l'eau montrent nettement les grains d'aleurone mélangés à de nombreux grains d'amidon. Pour mettre en évidence les globoïdes, il suffit de colorer au brun de Bismarck en solution alcoolique; la région extérieure reste incolore, la zone périphérique de la partie centrale se colore en brun très foncé; cette partie centrale elle-même prend un aspect brillant tout à fait caractéristique (Pl. IV, fig. 70).

Les grains d'aleurone et les grains d'amidon sont répartis d'une façon à peu près régulière dans le tissu albuminifère; les premiers sont moins nombreux et l'amidon les entoure, les recouvre, les masque souvent par son abondance (Pl. IV, fig. 66).

Sur des coupes fraîches de graines jeunes, la teinture d'orcanète décèle encore au sein de l'albumen des granules très fins; les mêmes corpuscules se colorent en noir ou en brun par le perchlorure de fer ou un séjour prolongé dans une solution saturée de bichromate de potasse. Ces réactions montrent qu'on se trouve en présence de corps gras imprégnés de tanin. Si l'on fait une coupe dans l'appareil végétatif (feuille ou tige) d'un Jonc ou d'une Luzule, on trouve en effet un grand nombre d'éléoleucites tanifères ayant les mêmes propriétés. On peut encore mettre des gouttelettes d'huile en liberté en traitant les coupes par l'acide picrique.

L'albumen des Joncées renferme comme on le voit et en grande quantité tous les produits que peut utiliser la plante. On sait qu'il ne remplit pas avec l'embryon tout l'intérieur de la graine; l'assise digestive qui l'entoure complètement s'arrête au niveau du résidu antipodial; ses cellules se distinguent de bonne heure, non seulement par leur forme étroite et allongée, mais par leur contenu plus abondant; les réserves n'y apparaissent que tardivement et sont exclusivement constituées par des matières protéiques sous forme

de grains d'aleurone ; si l'assise accomplit d'abord et surtout une fonction digestive au profit de l'albumen, elle semble avoir également à maturité un rôle protecteur.

On verra qu'elle reprend à la germination son rôle diastasique pour dissoudre l'albumen au profit de l'embryon et de la plantule.

Quant au nucelle restant, ses cellules ont perdu de bonne heure leur contenu dans le voisinage de l'assise digestive ; la partie qui fait suite à la chalaze se charge d'abord de réserves, en particulier d'amidon, mais elles disparaissent bientôt, et à la maturité le tissu s'épaissit, les membranes cellulaires offrent les réactions du liège ; l'entrée des réserves est ainsi arrêtée, et la graine est alors constituée.

Dans cette étude sur l'albumen, je n'ai pas séparé les deux genres *Juncus* et *Luzula* ; c'est que la formation et le développement de ce tissu ne présentent aucune différence dans les deux groupes de Joncées.

## V. — DÉVELOPPEMENT DES TÉGUMENTS.

### Genre **Juncus**.

L'ovaire uniloculaire des *Juncus* renferme six doubles rangées d'ovules insérés sur les bords placentaires renflés des trois carpelles. L'ovule anatrope incliné environ à 45° présente deux téguments formés chacun de deux assises de cellules alternant régulièrement ; au début, ces quatre assises sont semblables avec des cellules allongées tangentiellement (Pl. V, fig. 71).

1. Tégument interne. — Brandza (1) considère l'assise interne du tégument interne comme la plus réduite ; cela est vrai dans le *J. squarrosus*, mais on ne peut généraliser cette différence : l'assise externe perd son contenu la dernière,

(1) Brandza, *loc. cit.*

elle est moins serrée par les tissus environnants et à un certain moment peut paraître plus large, mais après leur épaississement, on ne saurait le plus souvent distinguer les deux assises par leurs dimensions.

Les parois adjacentes au nucelle commencent à s'épaissir de bonne heure et se colorent fortement ; le mélange de fuchsine ammoniacale et de vert de méthyle donne de très belles préparations : une bande jaune d'or entoure le nucelle et correspond à la partie externe des parois cellulaires internes ; le reste de la membrane ainsi que les parois des deux assises se colorent en vert-bleu par le vert de méthyle ; elles sont de nature pectique. Une bande jaune identique à la précédente, mais plus mince, s'étend encore sur la paroi extérieure adjacente au tégument externe. Les cellules tout entières de l'assise interne se remplissent bientôt d'une masse colorée en brun par l'hématoxyline ou encore en jaune foncé par l'iode, l'acide sulfurique, ainsi que l'a observé Godfrin (1). La coloration intense de cette substance par le brun de Bismarck et la disparition d'une partie du colorant après lavage à l'alcool montrent qu'elle est surtout formée de lignine et de subérine. Il n'y a pas d'autre assise au contact de l'albumen, comme l'a prétendu Godfrin ; une lamelle très mince, colorée en brun par l'hématoxyline, existe bien sur la graine mûre, mais elle provient des parois extérieures de l'assise digestive et n'appartient pas au tégument (Pl. V, fig. 72 et 73).

La deuxième assise du tégument interne perd également son contenu ; elle devient neutp u plus tard le siège d'un épaississement analogue qui se forme surtout à partir des cloisons latérales et ne tarde pas à remplir les cellules. Les deux assises du tégument interne serrées l'une contre l'autre ne présentent plus de ligne séparatrice ; aussi Godfrin n'ayant pas suivi le développement de l'ovule, les a confondues en une seule ; l'assise interne se distingue seulement par une

(1) Godfrin, *loc. cit.*

coloration jaune plus intense, due sans doute à une plus grande lignification, et il arrive encore que sur les graines mûres, elles se séparent sous le rasoir (fig. 1 et fig. 5).

Dans ce développement, des modifications importantes se produisent aux deux extrémités de l'ovule. Vers le micropyle, les bords des deux téguments se rencontrent : la membrane interne du tégument interne en voie d'épaississement s'allonge beaucoup, mais elle manque de place au-dessous des assises qui la recouvrent, et elle est obligée de se replier plusieurs fois sur elle-même (Pl. V, fig. 72) ; par sa pression, elle repousse l'enveloppe externe et agrandit ainsi l'intérieur de l'ovule à cette extrémité; son mouvement d'élongation s'étend aux cellules adjacentes du nucelle, et, par suite, l'embryon à ce moment se trouve avec l'albumen et le sac embryonnaire éloigné du micropyle; cette disposition lui permettra, aux stades suivants, de se développer vers la base et de s'élargir considérablement (Pl. V, fig. 74).

Les bords de la membrane se sont unis et on ne peut déjà plus les distinguer; les replis deviennent, à la suite de l'épaississement général précédemment décrit, de curieuses masses lignifiées, de forme très irrégulière, aux contours sinueux et dentelés ; ils obstruent complètement le micropyle et constituent un appareil protecteur très efficace. Ils ont de bonne heure écarté les parois de la seconde assise et celles du tégument externe qui se rencontraient sur l'ovule jeune ; une prolifération particulière de l'assise interne du tégument externe a rempli l'espace ainsi formé par cet écartement.

A la maturité de la graine, les deux assises internes entièrement lignifiées ne sont pas unies dans cette région ; elles laissent entre elles un vide très prononcé, l'assise externe beaucoup plus mince passant comme un pont sur les parties saillantes de l'assise interne ; cette dernière, par sa grande épaisseur et sa dureté, constitue la véritable enveloppe protectrice de la graine. Elle se termine par une forte proéminence qui s'avance entre les extrémités redressées de

l'assise externe. Cette pointe, dirigée suivant le grand axe de l'ovule dans le micropyle ainsi obstrué, s'ouvrira à la germination pour la sortie de la radicule. L'embryon dans son développement exerce en effet des pressions latérales qui suffisent à écarter les bords accolés.

Au pôle opposé et jusqu'à la formation de l'œuf, les cellules du tégument interne se continuent avec celles du tégument externe et du tissu chalazien ; on distingue à peine leur limite, mais dès les premiers cloisonnements de l'embryon, les membranes déjà citées commencent à s'épaissir. Leur extrémité vient se perdre brusquement au-dessus du nucelle dans les cellules chalaziennes également modifiées ; ces dernières ont en effet terminé leur croissance, et de polyédriques sont devenues sphériques ; en même temps, leurs membranes se sont épaissies, et elles présentent les mêmes réactions que l'assise interne avec laquelle elles se raccordent (Pl. V, fig. 75).

Les substances nutritives pénètrent encore largement dans l'ovule à travers ce tissu ; or si l'on considère la disposition des organes dans cette région, j'ai déjà montré directement au-dessous de la chalaze, une épaisseur de quatre à cinq assises de cellules appartenant au nucelle et qui persisteront à la maturité de la graine ; l'épaississement des éléments supérieurs ne les atteint pas ; elles se relient d'abord au tissu antipodial, mais elles s'en éloignent ensuite comme résorbées par ce tissu si particulier ; il est important de constater que les assises de cellules persistantes sont en continuité avec celles de la chalaze qui terminent le faisceau raphéal.

Un espace vide couronne ainsi l'albumen qui est arrêté dans son développement et se trouve isolé à cette extrémité ; il ne peut donc recevoir directement les substances nutritives : elles sont dirigées par les cellules du nucelle vers la paroi interne des téguments et se disséminent à la surface de l'albumen ; celui-ci se nourrit sur tout son pourtour jusqu'à l'approche de l'embryon ; son assise superficielle en

contact avec l'assise digestive indique bien une nutrition très active par un pouvoir colorant énergique. A l'hématoxyline, ses cellules sont d'un rouge violet intense à côté du tissu intérieur beaucoup plus clair; leur contenu est également plus riche.

Cet ensemble de faits montre quel peut encore être le rôle de la masse antipodiale : elle sépare l'albumen du faisceau vasculaire et préserve au-dessous de la chalaze une zone de nucelle qui dirige utilement la distribution des sucs nourriciers.

Lorsque les réserves introduites ont permis à l'albumen de remplir la cavité ovulaire, les cellules placées entre le tégument externe et le nucelle se sclérifient tout à fait; le tissu chalazien ne forme plus qu'un bloc lignifié intimement soudé à l'extrémité du tégument interne. L'ovule est clos et ne communique plus avec le faisceau vasculaire; c'est la graine constituée.

2. Tégument externe. — Le tégument externe, qui est au début tout à fait semblable au tégument interne, subit un sort bien différent (Pl. V, fig. 71 à 75). On voit de bonne heure l'assise externe perdre son contenu; le protoplasme et le noyau de chaque cellule sont repoussés vers l'intérieur par un produit mucilagineux qui se développe à la face interne de la paroi épidermique et ne tarde pas à envahir la cellule; les cloisons latérales disparaissent ensuite et l'assise tout entière devient une couche de mucilage.

L'assise interne résiste plus longtemps; elle se charge des mêmes réserves que l'albumen (grains d'amidon et grains d'aleurone); ces produits apparaissent même très tôt, alors que les cellules albuminifères sont à peine constituées. La paroi cellulaire adjacente au tégument interne se lignifie et reste accolée à la surface de ce tégument; c'est la seule partie du tégument externe qui appartiendra à l'enveloppe protectrice de la graine mûre. L'assise chargée de réserves persistera, mais ses cloisons latérales auront disparu et elle

sera très réduite au-dessous de la couche mucilagineuse, elle-même de faible épaisseur.

Aux extrémités de l'ovule, une prolifération des cellules des deux assises donne un tissu qui deviendra riche en réserves et dont la partie extérieure constituera un abondant mucilage ; ce tissu dans la région micropylaire se raccordera à celui qui provient de l'assise externe du tégument interne (Pl. V, fig. 72 à 75).

Le faisceau vasculaire est, comme l'a montré Brandza, placé dans le tégument externe ; il en est d'ailleurs ainsi d'une façon générale dans les ovules bitegminés. Le faisceau s'élève toujours dans les bords placentaires au-dessus de l'insertion du funicule, et il doit s'incurver pour pénétrer à l'intérieur du tégument ; c'est surtout dans la région inférieure de l'ovaire que cette incurvation est accentuée ; elle s'explique par une croissance rapide du tissu placentaire après l'apparition du mamelon ovulaire ; le faisceau destiné à l'ovule est entraîné dans cette croissance. Il se prolonge sans se ramifier jusqu'à la chalaze et il s'élargit légèrement ; il est très réduit et une ou deux assises de parenchyme l'entourent seulement sur toute sa longueur, formant un raphé à peine saillant ; à ses deux extrémités, au funicule et au-dessus de la chalaze, il est cependant un peu plus épais (Pl. V, fig. 71).

Le *J. squarrosus* fait exception et présente un raphé très prononcé (Pl. VII, fig. 85 et 86) ; un parenchyme abondant entoure le faisceau et forme une crête élevée assez étroite vers le micropyle, mais plus large à la chalaze. Le bois et le liber formés chacun de trois ou quatre vaisseaux sont même séparés par deux ou trois assises cellulaires, alors que dans les autres espèces, ils sont plus réduits et très rapprochés, pour ainsi dire côte à côte.

Il n'y a pas à signaler de différence notable dans la structure tégumentaire des *Juncus* ; la couche protectrice est plus épaisse dans *J. squarrosus*, *J. glaucus*, *J. bulbosus*, *J. maritimus* et en général dans les espèces vivaces. Le mucilage y

est également plus abondant; peut-être joue-t-il aussi un rôle protecteur; il doit surtout servir à entretenir l'humidité autour de la graine quand celle-ci a été abandonnée par l'eau courante. On sait en effet que les capsules de Joncs s'ouvrent par un temps humide et que ces plantes se disséminent rapidement grâce à l'eau de ruissellement qui entraîne les graines; les espèces nettement aquatiques se répandent le long des cours d'eau et dans les régions basses inondées à une certaine époque de l'année; les espèces plus sèches comme *J. squarrosus*, *J. capitatus*, *J. bufonius*, *J. tenuis*, etc., se multiplient également le long des allées et des chemins en suivant le cours de l'eau au moment des grandes pluies. Le mucilage se gonfle pendant ce transport, et lorsque la graine n'est plus immergée, il contient une réserve d'eau qui empêche la dessiccation et favorise la germination; celle-ci peut suivre immédiatement la déhiscence. Ce tissu particulier doit encore servir à fixer la graine au sol; elle pourrait en effet être emportée par le vent si elle se desséchait ou encore être reprise par le courant. Grâce au mucilage qui l'englue de tous côtés, elle peut germer et se développer sur place dans de bonnes conditions; de plus, la plantule trouve peut-être à sa naissance un abri contre les limaces et les jeunes larves.

On pourrait encore noter certaines différences dans la couleur des téguments; les plus épais sont les plus foncés; c'est ainsi que la graine du *J. squarrosus* et du *J. glaucus* est très brune; celle du *J. bufonius* et du *J. tenuis* jaune clair.

Les anciens anatomistes avec Mirbel (1) séparaient l'enveloppe de la graine ou spermoderme en deux parties distinctes : le *testa* ou tégument externe et le *tegmen* ou tégument interne. C'est ainsi que Buchenau a décrit le dessin que présente le testa des Joncées d'Allemagne (2) : au-dessous du tégument externe en grande partie détruit à la

(1) Mirbel, *Recherches sur l'ovule végétal*, 1820.
(2) Buchenau, *Soc. bot. de France*, p. 106, t. XV, 1868.

maturité de la graine, on a vu que la membrane interne de ce tégument reste accolée à l'assise externe de l'enveloppe protectrice; c'est cette dernière qui a conservé la forme cellulaire et qui donne à la surface de la graine l'aspect d'un carrelage hexagonal. Mais ce n'est pas le tégument externe, c'est-à-dire le testa, mais bien le tégument interne ou tegmen qui offre ce dessin.

## Genre **Luzula**.

Dans le genre *Luzula*, l'ovaire uniloculaire ne renferme que trois ovules anatropes, dressés, de très grande taille par rapport à ceux des *Juncus*. Leur enveloppe, formée aussi de deux téguments, prend elle-même un développement considérable.

1. Tégument interne. — Le tégument interne se compose encore de deux assises de cellules alternant régulièrement; comme dans la plupart des Graminées, l'assise interne est toujours la plus épaisse (1); son diamètre peut atteindre quatre ou cinq fois celui de l'assise externe (*L. campestris*) (Pl. VI, fig. 76). C'est elle qui constituera à maturité la couche protectrice; son épaississement a lieu de bonne heure et se fait rapidement comme dans les *Juncus;* les cellules se remplissent dès le début d'une substance colorée en brun par l'iode et l'acide sulfurique ainsi que par le brun de Bismarck; en vert bleu par le vert de méthyle; en rouge foncé par la safranine : c'est un composé de cellulose imprégnée de lignine, de subérine et de principes pectiques. La coloration de plus en plus foncée montre que la lignine se développe en dernier lieu. Ces matières succèdent directement au protoplasme cellulaire et à aucun moment, je n'ai pu voir apparaître les réserves amylacées signalées par Brandza.

(1) P. Guérin, *Journal de Botanique*, p. 366, 1898.

Au début, l'assise reste simple sur toute son étendue ; elle se divise ensuite à son extrémité chalazienne par des cloisons tangentielles qui peuvent en certains points donner jusqu'à trois cellules superposées (Pl. VI, fig. 78). L'épaississement finit d'ailleurs par faire disparaître toute trace de cloison interne pour constituer définitivement une couche protectrice très épaisse et très résistante. A l'autre extrémité, l'assise ne s'allonge pas en nombreux replis comme dans les *Juncus ;* j'ai dit précédemment que les bords s'unissent en un tube pour aller au-devant du germe pollinique : après la fécondation, ils se soudent intimement pour obstruer le micropyle (Pl. VI, fig. 77).

La paroi adjacente à l'assise digestive s'imprègne de substances colorées d'abord par la safranine en rose, par le brun de Bismarck en jaune qui disparaît après lavage à l'alcool ; c'est une légère couche de subérine qui constitue une première enveloppe protectrice ; au point d'attache des cloisons latérales, elle forme des coins de renfort faisant saillie à l'intérieur entre les cellules (Pl. VII, fig. 88).

L'assise externe, toujours simple et très réduite, reste appliquée sur l'assise interne et la suit dans son développement ; mais elle ne s'épaissit pas de la même façon et ses cellules ayant perdu leur contenu restent vides ; elle se résorbe peut-être au profit de l'assise interne ; dans tous les cas, elle persiste sans jamais renfermer de réserves ni se multiplier pour former avec le tégument externe un tissu mucilagineux autour du micropyle.

Bien avant la fécondation et avant l'épaississement de ses parois, le tégument interne se distingue du reste de l'ovule par la grandeur de son assise intérieure ; il laisse à la base de l'ovule une très large ouverture pour l'entrée des sucs nourriciers : la nutrition se fait d'abord directement dans le tissu nucellaire ; mais après la fécondation, lorsque la masse antipodiale persistante sépare l'albumen de la chalaze, elle se fait par voie de surface comme dans les *Juncus*. Enfin, lorsque l'assise digestive avec les réserves d'aleurone est constituée

définitivement, il persiste encore en dehors et dans la région supérieure seulement un tissu qui n'est résorbé qu'à son contact ; la partie comprise dans l'extrémité du tégument interne commence déjà à s'imprégner de subérine avant que ce dernier ait lignifié ses parois : elle formera bientôt une masse compacte, imperméable aux liquides nutritifs, et l'ovule clos sera devenu la graine.

2. Tégument externe. — La principale différence entre la structure de la graine des *Juncus* et celle des *Luzula*, consiste dans le développement considérable que prend le tégument externe de ces dernières. La seconde enveloppe des *Luzula* comprend toujours au moins quatre assises de cellules ; l'assise externe correspondant à l'épiderme est formée de grandes cellules à peu près régulières sur le pourtour de l'ovule, très allongées vers le micropyle et sur les côtés du raphé ; elle recouvre trois assises parenchymateuses plus réduites et à cellules allongées tangentiellement ; la dernière, identique à l'assise externe de la première enveloppe, s'en détache au micropyle, indiquant ainsi la séparation des deux téguments. Godfrin, n'ayant étudié que la graine mûre, les a confondus en un seul qui serait constitué par quatre assises : il n'établit ainsi aucune différence dans le spermoderme des deux genres de Joncées ; cette confusion n'explique d'ailleurs pas qu'il ait pu, après Le Monnier (1), placer le faisceau vasculaire dans la région interne au-dessous des parties résistantes.

Un mucilage abondant prend naissance comme dans les *Juncus* à la face interne de la membrane épidermique ; mais grâce à la grande taille des cellules tégumentaires, il est plus facile de suivre son développement : il se gonfle vite en absorbant l'eau, si on plonge la coupe un certain temps dans ce liquide ; il remplit alors les cellules et même exsude au dehors ; en présence des colorants des gommes pecti-

(1) Le Monnier, *Recherches sur la nervation de la graine* (Ann. des Sc. nat., 5e série, t. XVI, 1872).

ques, safranine, rouge congo, bleu de méthylène, la coloration, très forte au contact de la membrane, va en diminuant d'intensité vers l'intérieur. Enfin, certaines bandes spéciales au rouge congo, montrent que le mucilage renferme également des matières cellulosiques. Il apparaît de très bonne heure, dès la fécondation, et renferme tout d'abord les réserves de l'albumen, de nombreux grains d'amidon et d'aleurone ; plus tard, ces produits sont refoulés par le gonflement et réunis en petites masses le long de l'assise sous-épidermique.

Dans les différentes espèces de *Luzula* étudiées (*L. vernalis*, *L. Forsteri*, *L. campestris*, *L. sylvatica*, *L. pediformis*), le tégument externe est constitué de la même façon sur les côtés de la graine : une coupe transversale montre toujours en dehors du raphé un épiderme mucilagineux à grandes cellules régulières recouvrant un parenchyme de trois assises beaucoup plus réduites et plus aplaties : le tout est rempli de réserves d'amidon et d'aleurone.

Aux deux extrémités de la graine et au niveau du raphé, le tégument peut offrir de grandes modifications. Le faisceau vasculaire uninerve entre directement dans le funicule très court : celui-ci se relie au tégument qui s'élargit brusquement au même point, de sorte que le hile est bien indiqué. Le faisceau peut se diriger vers le milieu du tégument externe, comme dans *L. campestris* et *L. sylvatica* (Pl. VI, fig. 82 et 83) ; dans la région superficielle, proche de l'épiderme, comme dans *L. vernalis* et *L. Forsteri* (Pl. VI, fig. 80 et 81) ; ou, au contraire, proche du tégument interne, comme dans *L. pediformis* (Pl. VI, fig. 84). Dans tous les cas, le nombre des assises de l'enveloppe externe est augmenté : on compte environ huit assises au lieu de quatre dans les espèces où le raphé est le moins saillant ; dans *L. campestris*, par exemple, le faisceau passe déjà dans l'ovule jeune entre deux parenchymes composés chacun de trois assises (Pl. VI, fig. 76) ; plus tard, de nouvelles assises se forment encore (Pl. VII, fig. 87).

Mais c'est dans *L. vernalis* et *L. Forsteri* que le tissu raphéal est particulièrement développé. Sept ou huit assises séparent le faisceau vasculaire du tégument interne et trois ou quatre de l'épiderme mucilagineux. Le liber externe et le bois interne sont parfaitement distincts en deux îlots de six à sept vaisseaux ; l'épiderme est formé de petites cellules irrégulières semblables à celles du parenchyme sous-jacent : elles se relient de chaque côté à des cellules énormes et très allongées tout à fait caractéristiques ; les trois assises internes communes à toute l'enveloppe extérieure se prolongent presque sans modification au-dessous du raphé (Pl. VII, fig. 89).

Le développement du tégument externe à l'extrémité chalazienne sépare les Luzules en deux groupes : d'un côté se rangent *Luzula Forsteri* et *L. vernalis* (Pl. VI, fig. 80 et 81) ; de l'autre, *Luzula campestris*, *L. sylvatica*, *L. pediformis* (Pl. VI, fig. 82, 83 et 84). Dans les premières, le tissu raphéal entraîne dans sa croissance le faisceau, bien au-dessus de la chalaze : il forme dans *L. Forsteri* une masse épaisse, prolongeant la graine d'une longueur presque égale à elle-même ; dans *L. vernalis*, la masse un peu plus étroite atteint par contre une longueur double ; son extrémité en forme de languette est arrêtée par les parois supérieures des carpelles, et, obligée de se replier, elle s'enchevêtre avec celles des deux autres ovules pour remplir complètement l'intérieur de l'ovaire. Le faisceau, après s'être élevéverticalement, s'infléchit brusquement pour venir s'épanouir à l'entrée du tégument interne.

Dans les autres Luzules, le tégument externe se prolonge régulièrement en gardant partout la même épaisseur et le faisceau arrive très obliquement pour former la chalaze : aussi la capsule ovarienne est-elle moins allongée dans ce groupe.

A l'autre extrémité, autour du micropyle, la différence est moins profonde ; dans toutes les espèces, le tégument est plus épais que sur les côtés ; il s'est allongé horizontale-

ment à partir du hile pour se raccorder avec l'autre face qui a pris le même développement ; le tube pollinique, comme on l'a vu, se trouve ainsi considérablement éloigné du sac embryonnaire. Dans *Luzula campestris* et ses variétés, *L. multiflora*, *L. glomerata*, le tégument se distingue par une croissance en hauteur qui s'ajoute à la croissance en largeur ; le corps de l'ovule est, par suite, élevé vers la partie supérieure de l'ovaire et le chemin du germe pollinique encore augmenté. Dans cette espèce le développement du tégument externe est ainsi tout l'opposé de celui des *Luzula Forsteri* et *L. vernalis*.

Les légères différences signalées dans les *Juncus* et relatives à la couleur et à la dureté des téguments, sont encore plus effacées dans le genre *Luzula*. L'énorme mucilage qui caractérise ce dernier groupe doit aussi être considéré comme un organe de protection et de réserve : il absorbe et retient l'eau indispensable aux premiers stades de la germination ; la graine entourée d'un manchon humide peut ainsi germer dans les terrains sablonneux plus ou moins secs où abondent ces plantes. Comme on le verra plus loin, la jeune racine, d'abord enveloppée de la masse mucilagineuse toujours abondante autour du micropyle, se trouve également dans les meilleures conditions de développement ; elle n'a pas seulement à sa disposition l'eau nécessaire, mais encore les réserves d'amidon et d'aleurone, qui ont persisté en partie dans le tégument externe.

On voit, en résumé, que le spermoderme des Luzules, en dehors de son rôle essentiellement protecteur, joue encore un rôle physiologique très important.

On peut enfin ajouter que le carrelage hexagonal, dessiné à la surface des graines de Joncs, n'existe pas dans les Luzules : il ne serait d'ailleurs point visible au-dessous de l'épaisseur du tégument externe.

# DEUXIÈME PARTIE

## GERMINATION

---

### I. — ÉTAT DE LA GRAINE MURE.

#### Genre **Juncus**.

Dans mes recherches sur le développement de l'embryon, je n'ai pu obtenir que quelques bonnes coupes (*J. glaucus*) dans les graines bien mûres. Il n'est pas possible, en effet, d'isoler l'embryon à la dissection sous l'objectif du microscope ; on le distingue à peine de l'albumen avec lequel il est accolé et on le déchire sans cesse. On est donc obligé d'inclure la graine entière dans la paraffine ; mais alors ses téguments lignifiés ferment hermétiquement le micropyle, empêchent les liquides fixateurs de pénétrer, et sous le rasoir tout se déchire. Aussi les embryons (Pl. I, fig. 18 et 19) proviennent de coupes faites à travers des graines encore adhérentes au fruit et sont à peine adultes ; par conséquent, leur différenciation telle que je l'ai décrite est à peine achevée ; il est vrai que l'embryon, comme dans la plupart des Monocotylédones, est constitué avant la complète maturité de l'enveloppe.

Les graines de joncs mûres ont gardé la forme de l'ovule : elles sont allongées, toujours amincies du côté du micropyle et du hile et ne dépassent pas en longueur deux tiers de millimètre (on sait que l'embryon atteint environ le quart, c'est-à-dire 1/6 de millimètre). Comme l'ovule, la graine du *J. squarrosus* a un volume double.

Quand elles ont séjourné quelques jours dans l'eau, il est plus facile de les disséquer au microscope et, avec une aiguille, d'en détacher l'embryon ; celui-ci s'est séparé de l'albumen déjà entamé par les diastases. On peut le rendre transparent par la potasse et, en l'observant dans la glycérine, on reconnaît aussitôt ses différentes parties.

Au centre, le cylindre central forme une région plus sombre par suite de ses cellules plus étroites ; l'épiderme se distingue de l'écorce par ses cellules allongées et plus régulières; la coiffe en particulier se détache très nettement. Au pôle opposé au micropyle, les cellules de l'épiderme et de l'écorce déjà signalées par leur grande taille ont encore grandi ainsi que celles qui terminent le cylindre central ; elles se gonflent, deviennent plus claires et forment une calotte proéminente, de telle sorte que l'embryon reprend sa forme primitive, devient plus large vers l'albumen, comme une cloche ouverte dans ce tissu de réserve. Le contenu cellulaire qui jusque-là brunissait par l'iode, se colore en bleu, ce qui indique maintenant la présence de l'amidon et le rôle digestif de ces cellules. Les phénomènes suivants vont nous montrer encore mieux que la naissance de la gemmule dans les Joncs annuels, que ces éléments forment l'extrémité du cotylédon continué exactement par la radicule.

## II. — PREMIERS PHÉNOMÈNES EXTERNES.

J'ai suivi la germination de plusieurs espèces de *Juncus* sur des graines fraîches ou récoltées depuis un an ou deux ; les premières germent très facilement, et même avant la maturité comme celles des Graminées. Les semences, jetées sur du coton hydrophile imbibé d'eau dans une boîte de Pétri à la température de 18° à 20°, restent pendant une dizaine de jours enveloppées dans une légère couche de mucilage ; elles se sont gonflées de façon à doubler de volume ; leur tégument se distend enfin jusqu'à éclater au mi-

cropyle; on sait qu'il est formé essentiellement des deux assises de l'enveloppe interne intimement soudées; elles se séparent à partir du point de rupture et l'on peut voir encore à ce moment qu'elles ont en général la même épaisseur.

Deux coupes longitudinales dans un embryon à ce premier pas de la germination et à quelques jours d'intervalle, montrent l'extension considérable des cellules déjà volumineuses de la région qui est enfoncée dans l'albumen; ce dernier tissu oppose une forte résistance à cette élongation et oblige l'embryon à s'étendre vers l'autre extrémité et à osrtir de la graine par l'ouverture du micropyle (fig. 5 et 6).

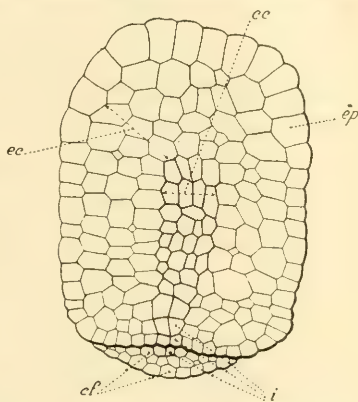


Fig. 5. — Coupe longitudinale d'un embryon de *J. glaucus*. Gr. 300. La graine a séjourné trois jours dans l'eau. — *cf*, coiffe; *i*, initiales; *ép*, épiderme; *éc*, écorce; *cc*, cylindre central.

Les cellules terminales de l'épiderme au contact de l'albumen n'ont fait que grossir et arrondir un peu leur sommet en forme de papille comme pour mieux plonger dans les réserves; les cellules latérales, celles de l'écorce et du cylindre central se sont allongées d'une façon remarquable; elles ont dans ce mouvement poussé vers le bas l'extrémité radiculaire dont les deux ou trois assises n'ont pas suivi le même accroissement.

L'embryon devient ainsi un corps cylindrique s'allongeant de plus en plus à la suite de divisions transverses dans les longues cellules supérieures; sollicitée par la pesanteur, la radicule commence à s'enfoncer dans le milieu de culture (coton hydrophile); pour cela, elle doit se courber, la graine étant toujours en place (Pl. VIII, fig. 93 et 94), mais bientôt devant l'allongement supérieur continu, cette dernière est soulevée (Pl. VIII, fig. 95).

A partir de ce moment, la croissance est rapide; un axe

cylindrique se développe de bas en haut; il est d'abord ployé sous le poids de la graine; il se dresse ensuite verticalement, devenu plus fort, et soutenu par la jeune racine il atteindra plus tard une longueur de près d'un centimètre.

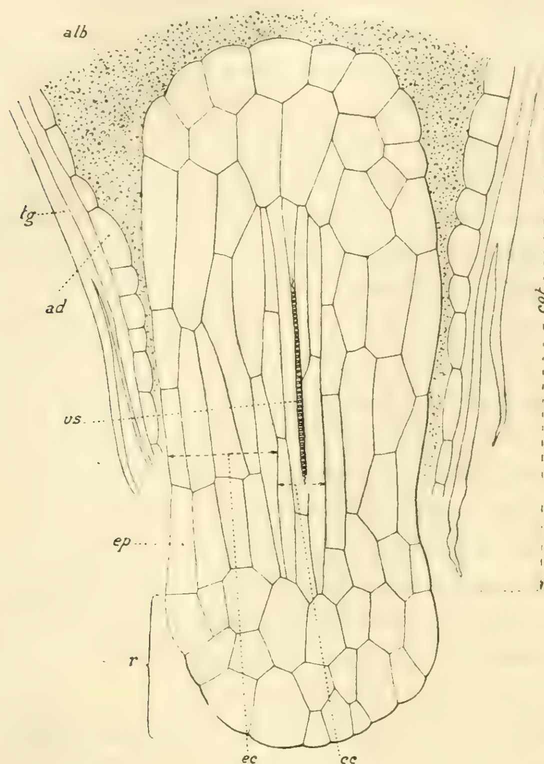



Fig. 6. — Coupe longitudinale d'un embryon de *J. glaucus* au premier jour de la germination. Gr. 300. La coiffe a été détruite par les réactifs. — *r*, racine; *cot*, cotylédon; *ép*, épiderme; *éc*, écorce; *cc*, cylindre central; *vs*, vaisseau spiralé; *alb*, albumen; *ad*, assise digestive; *tg*, téguments.

Dès le premier jour, il est complètement vert, ses cellules apparaissent remplies de leucites chlorophylliens qui encadrent l'intérieur de la membrane. Cependant la racine qui a été poussée en sens contraire s'accroît faiblement; elle se renfle et demeure très courte.

La direction et le rôle de l'axe qui porte la graine indi-

quent évidemment un cotylédon épigé semblable à celui qu'on observe dans certaines Liliacées (*Allium Cepa*, etc.).

Dans le groupe voisin des Palmiers dont l'embryon offre la plus grande ressemblance avec celui des Joncées, on voit la radicule, la tigelle et la gemmule s'enfoncer profondément dans le sol par l'allongement du pétiole cotylédonaire vers le bas; comme dans les *Juncus*, il n'y a pas encore à tenir compte de la tigelle, ni souvent même de la gemmule, il arrive que la radicule seule peut être enfoncée, mais très légèrement; tandis que la graine des Palmiers reste en place, nous savons que celle des Joncs est soulevée par le cotylédon qui s'allonge surtout vers le haut. Ces différences dans l'évolution d'embryons voisins sont dues à l'état de la plante adulte : le stipe élevé du Palmier a besoin d'être fixé solidement au sol; le Jonc, s'il est vivace, s'attache par un puissant rhizome, et ne donne, s'il est annuel, qu'une tige courte et grêle.

Quand, le tégument déchiré, la radicule pointe au dehors (Pl. VIII, fig. 93 et 94), les cellules de l'épiderme placées le plus bas, à un ou deux rangs au-dessus de la coiffe, s'allongent en dehors pour donner les premiers poils absorbants qui sont unicellulaires simples. Ils forment bientôt une collerette qui marque la limite extérieure de l'axe hypocotylé et de la racine; leur longueur, dans les conditions de culture indiquées plus haut, est une des plus grandes qu'on ait observée : ils atteignent en effet près de 3 millimètres. Les cellules qui leur ont donné naissance se montrent plus étroites et disposées transversalement en deux ou trois assises concentriques intercalées entre les cellules allongées de l'axe hypocotylé et de la racine.

## III. — PHÉNOMÈNES INTERNES ET DIGESTION DES RÉSERVES.

J'ai montré qu'au début, lorsque la graine est depuis quelques jours en présence de l'eau, les cellules terminales du cotylédon se renflent au contact de l'albumen et bleuissent en présence de l'eau iodée. Les grains d'amidon qui apparaissent ainsi sont toujours simples, semblables à ceux de l'albumen, mais enceor plus petits. Ils ont pris naissance dans des leucites incolores et constituent l'amidon transitoire de germination; ce dernier provient d'une simple transformation des réserves persistantes de la graine, et notamment des principes albuminoïdes (1). Le cotylédon se charge en effet d'aleurone sous forme de gros grains répandus isolément dans toute sa masse; cette réserve disparaît peu à peu à mesure que les leucites observés deviennent jaunâtres, puis verdâtres; l'amidon transitoire se résorbe ensuite. Ces modifications correspondent avec l'apparition des corps chlorophylliens, car chaque leucite n'était autre qu'un chloroleucite dont l'activité se montre dès les premiers stades de la germination.

Le cotylédon ne renferme pas d'amidon de réserve à la maturité de la graine; il est seulement aleurique et oléagineux, mais la réserve d'huile peu abondante est disséminée dans le protoplasme. Les leucites chlorophylliens dominent bientôt et remplissent les cellules; lorsque le cotylédon sort de la graine et devient complètement vert, ils se rapprochent de la membrane et encadrent ainsi, comme on l'a déjà vu, la paroi cellulaire interne.

Au sein des cellules épidermiques, les stomates ne tardent pas à se constituer, pendant qu'à l'intérieur, avec la multiplication des tissus se différencient les premiers vaisseaux libériens et ligneux.

(1) E. Belzung, *Anat. et physiol. végét.*, p. 975, 1900.

On a vu que l'embryon était accompagné dans la graine d'une quantité relativement considérable d'albumen. On doit bien penser que la plantule, si grêle, n'absorbera que lentement les abondantes réserves qu'il contient ; leur digestion se continue en effet pendant des mois. On verra que le cotylédon toujours plongé dans la graine ne disparaît pas avant la racine primaire, de telle sorte qu'on peut dire que la germination dure autant que la plante primordiale ; et encore ne doit-on pas limiter ce phénomène à la disparition complète des réserves, car la plante est constituée bien avant la résorption complète du cotylédon. L'apparition de la chlorophylle ne doit pas non plus marquer un stade quelconque dans le cours de la germination, car on sait qu'elle se produit dès l'éclosion de la radicule.

L'albumen est d'abord attaqué, dissous et enfin digéré sur le pourtour de l'embryon inclus dans la graine. Cette région tout entière appartient au cotylédon : c'est surtout l'épiderme formé de grandes cellules papilliformes qui remplit ce rôle d'absorption ; il n'atteint pas seulement les réserves, mais les membranes cellulaires elles-mêmes et bientôt fait le vide autour de lui, car il ne s'accroît pas de façon à prendre la place des tissus détruits ; la digestion doit se continuer à distance, mais elle n'est pas exclusivement l'œuvre du cotylédon : on peut observer au sein de l'albumen et dans toutes ses parties une destruction progressive des grains d'amidon. La fissure du hile, d'abord très étroite, s'étend de plus en plus et le grain ne tarde pas à se diviser en menus fragments qui disparaissent ensuite lentement ; les grains plus petits se résorbent directement par voie de surface.

La digestion de l'aleurone et des matières grasses se fait en même temps et le tissu de réserve change progressivement d'aspect, devient moins dense et de plus en plus clair.

C'est au voisinage de l'assise digestive que l'action est particulièrement rapide, grâce aux diastases que sécrète cette

assise ; une solution de résine de gaillac dans l'alcool absolu donne à son contact une zone bleu foncé qui rayonne vers l'intérieur ; on peut se demander si les ferments qui atteignent le centre proviennent de cette assise ou bien sont fournis par l'albumen lui-même ; il est probable que ces phénomènes de digestion sont analogues à ceux du blé ou du maïs (1) et que l'albumen tout entier renferme des diastases, surtout abondantes dans l'assise périphérique, plus riche en matières albuminoïdes.

Mais le cotylédon joue le plus grand rôle ; sa position verticale favorise d'ailleurs son action digestive ; il est en effet surmonté de la graine, dressée en ligne droite et est solidement fixé dans l'enveloppe séminale ; son extrémité est ainsi coiffée dans l'albumen comme dans un sac nutritif. Les matières dissoutes descendent naturellement à la surface de son épiderme, et il n'a pas besoin de s'allonger : un espace de plus en plus large le sépare de l'albumen jusqu'à la résorption totale de ce tissu ; en dernier lieu cependant, les téguments en partie décomposés se sont affaissés et l'extrémité cotylédonaire se trouve au contact de l'assise digestive. Cette dernière persiste, renfermant encore des produits de sécrétion ; elle n'est pas atteinte par le cotylédon qu'elle recouvre ; elle a de même résisté jeune à l'embryon dans la région du micropyle. C'est bien, comme l'a indiqué Guignard (2), une assise digestive, mais non digestible.

Ph. van Tieghem (3) a montré qu'elle se comportait de la même façon dans les Graminées et dans les Cypéracées ; mais le cotylédon reste tout entier inclus dans la graine ; il ne s'accroît pas sensiblement et se décompose à la fin de la germination sans avoir produit de chlorophylle ; il ne

(1) E. Belzung, *loc. cit.*

(2) Guignard, *Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal* (Journ. de Bot., VII et suiv., 1893).

(3) Ph. van Tieghem, *Morphologie de l'embryon et de la plantule chez les Graminées et les Cypéracées* (Ann. des Sc. nat. Bot., 7e série, 1903).

sert qu'à la digestion et à l'absorption des réserves et ne devient pas comme dans les Joncées une véritable feuille assimilatrice qui vit presque aussi longtemps que les autres feuilles primordiales.

Les Palmiers dont le cotylédon s'accroît considérablement sans produire de chlorophylle, représentent ainsi un intermédiaire entre les Joncées et les Graminées et Cypéracées.

## IV. — MORPHOLOGIE DE LA PLANTE AUX DIFFÉRENTS STADES DU DÉVELOPPEMENT.

On a (Pl. VIII, fig. 91) une plantule de *J. Glaucus* âgée de deux jours : elle montre la petitesse de la racine par rapport au cotylédon parfaitement cylindrique et surmonté de la graine; le collier des poils absorbants est inséré sur un renflement supérieur de la racine qui se prolonge au-dessous en un cône pointu, dont l'extrémité est recouverte par la coiffe. Le léger mucilage qui enveloppait la graine a été entraîné par la radicule et retenu par les poils absorbants qui le traversent de toutes parts ; il disparaît de bonne heure, et, dépourvu de réserves, ne semble jouer aucun rôle après la germination.

Lorsque la plantule atteint cette longueur qui égale environ dix fois celle de l'embryon, on aperçoit au-dessus de la région pilifère, une légère dépression ; l'épiderme l'entoure d'une assise régulière de petites cellules séparées seulement des poils absorbants par deux ou trois grandes cellules allongées. Au fond de cette dépression, on voit bientôt apparaître le sommet d'un bouton formé également de cellules étroites, et qui n'est autre que la gemmule. Elle n'apparaît ainsi au dehors que trois ou quatre jours après la germination dans les Joncs vivaces ; il y a alors environ quinze jours que l'embryon se trouve en voie de développement. Elle se montre plus tôt dans les Joncs annuels.

J'ai toujours constaté que des graines semblables placées

dans les mêmes conditions, germent à plusieurs jours d'intervalle ; cela est dû à une différenciation inégale de l'embryon. Dans les espèces annuelles, en effet, on voit environ le tiers des graines germer très vite et en même temps ; il faut attendre ensuite les autres plusieurs jours, mais moins longtemps encore que pour les espèces vivaces. Les premières renferment évidemment les embryons complets décrits dans la première partie de ce travail. Rien ne les distingue d'ailleurs extérieurement et il n'est pas possible de les séparer avant le semis.

Il serait intéressant de suivre le développement complet d'individus provenant d'embryons parfaits pour les comparer à ceux qui proviennent d'embryons moins différenciés ; en examinant à la maturité et sur chaque plant, la proportion des deux catégories d'embryons, on pourrait espérer obtenir par sélection une espèce plus précoce, renfermant un nombre de graines à embryons parfaits de plus en plus grands. J'ai récolté en juillet dernier plusieurs lots de graines de *J. bufonius* provenant d'embryons différents ; des semis récents ne m'ont pas donné de résultat notable ; la proportion de germinations précoces a été la même dans les deux cas et semblable à celle des graines quelconques non sélectionnées. Ce n'est pas, en effet, dès la deuxième génération que des caractères spécifiques peuvent se modifier, et ce n'est qu'au bout de plusieurs années qu'on pourrait peut-être obtenir un résultat favorable ; il serait d'ailleurs téméraire de conclure trop tôt.

Aussitôt la sortie de la radicule et bien avant l'apparition de la gemmule dans les espèces vivaces, on voit se différencier l'appareil vasculaire ; un premier vaisseau spiralé se forme dans la partie centrale encore enfermée dans la graine et se développe ensuite vers le haut en même temps que le cotylédon (Pl. VIII, fig. 91). Un peu plus tard, lorsque les poils absorbants apparaissent, deux ou trois vaisseaux naissent assez distants les uns des autres et presque simultanément dans la jeune racine, au niveau de la région

pilifère ; ils s'avancent vers le bas, près de l'extrémité radiculaire, au-dessous de la coiffe. Par suite de la croissance rapide du cotylédon, le premier apparu s'étend maintenant jusqu'au-dessus des poils absorbants, près du point d'origine des vaisseaux de la racine ; par rapport à ces derniers, sa longueur est considérable.

J'ai profité de la ténuité des jeunes plantules pour observer directement par transparence cette différenciation du tissu conducteur. Le procédé de décoloration de Brunotte (1) par l'alcool, l'eau de Javelle et la potasse étendue, a le défaut de contracter légèrement les tissus ; j'ai obtenu les meilleurs résultats en employant tout simplement l'hydrate de chloral en solution concentrée ; au bout de quelques jours, les réserves, si abondantes dans l'énorme cotylédon, disparaissent complètement ; il ne reste que les parois cellulaires qui n'ont subi aucune altération. On distingue nettement les grandes cellules épidermiques et de distance en distance, sur tout le pourtour de l'axe aérien, de nombreux stomates constitués comme dans les Graminées par quatre cellules, deux de chaque côté de l'ostiole (pl. VIII, fig. 102) ; leur forme allongée et la minceur de leurs parois ne permettent pas de les confondre avec les cellules épidermiques environnantes ; de plus, dans les coupes transversales de jeunes plantules fixées au Flemming, on les distingue encore par la présence de la chlorophylle ; on remarque enfin la petitesse des deux cellules épidermiques voisines qui s'appliquent obliquement contre les deux annexes ; ces dernières s'enfoncent davantage dans la cavité sous-stomatique ; elles se recourbent sur les deux cellules internes et se terminent au-dessous par une extrémité large et arrondie ; vers l'extérieur, les sommets des quatre cellules, en pointe aiguë, sont à un même niveau qui est à peu près celui de l'épiderme. Duval-Jouve a très exactement décrit les stomates de la plupart des Joncées indigènes et

(1) Brunotte, *Recherches embryogéniques et anatomiques sur quelques espèces d'*Impatiens *et de* Tropœolum, p. 13, 1900.

trouvé sur toutes une disposition générale très voisine de celle qu'on vient de décrire (1).

Si l'on ajoute à la solution d'hydrate de chloral quelques gouttes de vert d'iode ou de vert de méthyle, les vaisseaux spiralés se colorent seuls au milieu du parenchyme devenu transparent. Il est donc facile, sans autre préparation, de les observer dans la glycérine au microscope ; on peut suivre ainsi le processus de formation décrit plus haut. On a vu les vaisseaux se différencier séparément d'abord dans le cotylédon, ensuite dans la jeune racine primaire. Le premier vient se terminer dans la région d'où les autres partent ; mais ils ne communiquent pas entre eux dès le début, et le plan de séparation qui constitue entre les deux organes la limite la plus nette correspond à la partie supérieure des cellules absorbantes. C'est ici au collet que se réunissent les liquides nutritifs venant de la graine et les sels minéraux endosmotiques des poils absorbants.

Tout d'abord les réserves de la graine suffisent et peuvent se répandre de cellule à cellule jusqu'à l'extrémité radiculaire de l'embryon ; mais avec le développement de l'organe et après l'apparition de la chlorophylle dans le cotylédon, il est nécessaire, pour que le carbone assimilé soit utilisé, que la circulation s'établisse entre les différentes parties de la plantule ; c'est pour cela qu'un vaisseau intermédiaire se montre entre les deux systèmes conducteurs et relie bientôt le premier vaisseau spiralé du cotylédon à celui de la racine qui se trouve le plus proche. (Pl. VIII, fig. 91 et 92). Ce raccordement permet à la jeune pousse d'élaborer les liquides qu'elle puise dans le sol. A partir de ce moment, elle est alimentée de deux façons : par l'albumen de sa graine toujours abondant, et par l'absorption de sa racine primaire.

Pour répondre aux besoins physiologiques qui augmentent avec la croissance, plusieurs vaisseaux se forment simulta-

(1) Duval-Jouve, *Sur quelques tissus de Joncées, de Cypéracées et de Graminées* (Bull. de la Soc. bot. de France, t. XVIII, 1871).

nément dans le cotylédon, et au collet où les poils absorbants sont de plus en plus nombreux ; de nouveaux poils apparaissent même irrégulièrement sur toute la surface de la racine, assez éloignés les uns des autres, et jusque près de la coiffe ; ils conserveront leur activité pendant longtemps et ne se flétriront que fort tard.

Il devient difficile de suivre ces nouveaux vaisseaux déjà nombreux au troisième jour de la germination ; on voit cependant le premier vaisseau cotylédonaire s'atrophier ; ses tours de spire se déroulent, se séparent, mais il a été remplacé par plusieurs autres qui se développent à partir de la graine. Au-dessus du collet, dans la région qui correspond à l'axe hypocotyle, on voit apparaître successivement plusieurs feuilles, et ensuite, mais toujours plus tard, différentes racines. Le tissu conducteur de la racine primaire se relie avec celui des nouveaux organes, de la même façon qu'avec le cotylédon, par la formation de vaisseaux intermédiaires de raccordement ; mais leur nombre, ajouté maintenant à l'épaisseur de l'axe qui les renferme, ne permet plus de les suivre par transparence.

La première feuille de la gemmule a sa face supérieure tournée vers le faisceau ligneux du cotylédon ; avant qu'elle ne soit sortie de sa gaine, il se forme à sa base du côté interne une dépression, au fond de laquelle on voit apparaître une seconde feuille ; leurs deux faces supérieures dirigées en sens contraire sont accolées au début ; enfin, au fond d'une dépression analogue, une troisième feuille apparaît à la base de la deuxième ; elle est orientée à peu près comme la première. Le développement se continue ainsi dans le même sens ; au bout d'environ quatre mois, l'appareil aérien de la plante comprend encore le cotylédon dont l'extrémité supporte toujours la graine ; mais il a perdu sa couleur verte ; il est visiblement en voie de résorption et son rôle est achevé. Il est rejeté sur le côté par les feuilles ; les premières apparues cessent bientôt de croître et disparaissent successivement à la suite du cotylé-

don. D'après ce que j'ai dit plus haut sur leur naissance, on pourrait croire qu'elles se sont disposées sur une seule ligne comme dans beaucoup de Cypéracées ; il en est ainsi au début, mais elles s'écartent bientôt de cette symétrie; d'ailleurs l'alternance n'est pas absolue et le point végétatif de chaque feuille n'est pas identique dans toutes les espèces, quoique toujours situé à la partie interne de la base de la plus jeune: c'est dans les Joncs annuels qu'il s'égare le plus, tantôt à droite, tantôt à gauche du précédent; l'irrégularité de leurs premières feuilles permet ainsi de les distinguer très tôt.

Toutes ces feuilles primordiales présentent la même forme quelle que soit l'espèce : elles sont très minces, engainantes à leur base, plus ou moins canaliculées au-dessus et se terminent par une longue pointe filiforme. On sait que les feuilles adultes diffèrent profondément : réduites à des gaines écailleuses dans *J. maritimus*, *J. effusus*, *J. glaucus*, *J. obtusiflorus*, etc., canaliculées dans *J. squarrosus*, *J. bulbosus*; cylindriques ou fistuleuses dans *J. lamprocarpus*, *J. sylvaticus*, *J. anceps*; sétacées en gouttière dans les Joncs annuels (*J. bufonius*, *J. tenageia*, *J. tenuis*), elles peuvent même différer dans une même espèce (*J. heterophyllus*).

Je n'ai pas eu jusqu'ici à parler de la tige parce qu'elle n'apparaît que fort tard; lorsque le cotylédon a disparu ou n'est plus réduit qu'à sa base qui est devenue une large gaine à la suite de la sortie des premières feuilles, celles-ci commencent également à dépérir; leur extrémité libre se dessèche, et de proche en proche, il ne reste bientôt que leur gaine qui persiste plus longtemps; mais des nouvelles se montrent à mesure au-dessus des restes cotylédonaires. La pousse est alors âgée d'environ six mois, s'il s'agit d'une espèce vivace; trois mois seulement, s'il s'agit d'une espèce annuelle. C'est à ce moment qu'au milieu des plus jeunes feuilles apparaît un axe qui représente la tige et qu'elles enveloppent jusqu'au sommet.

La tige se comporte différemment suivant l'espèce à laquelle elle appartient ; dans les Joncs annuels, elle reste grêle, grandit rapidement et atteint sa taille définitive en quelques jours pour donner de nombreux rameaux floraux. Dans les Joncs vivaces, elle s'accroît lentement, s'épaissit beaucoup et ne donne jamais de fleurs les premières années. (Des semis faits en serre et suivis avec soin n'ont pas fructifié la troisième année.)

Les tiges de *J. effusus*, *J. conglomeratus*, *J. maritimus*, etc., peuvent atteindre près d'un mètre de longueur sans aucune différenciation extérieure, parfaitement cylindriques d'un bout à l'autre ; le pédoncule floral sort latéralement au niveau d'un nœud qui n'apparaît qu'à ce moment et sur lequel s'attache la bractée qui est la continuation exacte de la tige ; celle-ci se termine en réalité par l'axe floral dont la sortie seule permet de séparer la bractée supérieure de la tige inférieure; cette distinction est d'ailleurs fictive (1).

Dans les Joncs vivaces, lorsque l'axe-tige est bien différencié et que les feuilles primordiales sont réduites à leur gaine, un bourgeon se montre à la base de la jeune pousse; il est enveloppé d'écailles plus ou moins coriaces suivant les espèces; il se dresse presque aussitôt. De nouveaux bourgeons donnent ainsi de nouvelles tiges, et l'ensemble constitue une souche plus ou moins cespiteuse comme dans *J. squarrosus*, ou bien le plus souvent un rhizome horizontal, rarement oblique (*J. bulbosus*), très superficiel et plus ou moins traçant, à tiges toujours très rapprochées, comme dans *J. maritimus*, *J. effusus*, *J. glaucus*, *J. lamprocarpus*, *J. obtusiflorus*, etc.

Peu de temps après la sortie des premières feuilles, on voit apparaître plusieurs racines; elles naissent irrégulièrement, presque sur le même plan, entre le collier de poils absorbants et la base du cotylédon, c'est-à-dire à la partie inférieure de l'axe hypocotylé si court. Ces racines latérales,

(1) G. Bonnier et Leclerc du Sablon, *Cours de Botanique*, t. I, p. 412, 1903.

adventives, ne tardent pas à dépasser en longueur la racine primaire ; elles offrent d'ailleurs les mêmes caractères, sauf la présence du cercle pilifère qui n'existe plus. Lorsque le cotylédon commence à s'étioler, la racine primaire s'atrophie également ; elle se dessèche à partir de la coiffe et graduellement jusqu'au collet qui a perdu ses poils absorbants. C'est une nouvelle différence à constater entre le développement des Joncées et celui des Palmiers dont la racine terminale persiste plus longtemps (pl. VIII, fig. 96).

Ainsi le cotylédon et la racine primaire jouent à peu près le même rôle : ils nourrissent la plantule en empruntant son aliment, l'un à la graine et à l'atmosphère, l'autre au sol. Il disparaissent ensuite, remplacés par des organes correspondants, feuilles et racines adventives, qui dirigent la croissance de la plante adulte. Cependant on a vu que les premières feuilles étaient également éphémères ; il en est de même des premières racines adventives : elles persistent jusqu'à la formation des premiers bourgeons latéraux, c'est-à-dire jusqu'à l'origine du rhizome. De même que les premières feuilles étroites et minces sont à ce moment remplacées par des écailles larges et épaisses, de même les premières racines filiformes sont remplacées par des racines qui seront de plus en plus fortes à mesure que l'apparail assimilateur deviendra plus important. Les organes augmentent parallèlement avec les matériaux utilisés par la plante, liquides du sol et gaz de l'atmosphère.

Dans les Joncs annuels, cette différence entre ce qu'on pourrait appeler la structure primordiale et la structure définitive, est beaucoup moins prononcée ; la plante n'a pas le temps de se constituer des tissus dont elle n'aurait que faire, et alors que le Jonc vivace en est à peine à l'ébauche de son rhizome par l'apparition d'un premier bourgeon à la base de la première tige, le Jonc annuel développe déjà son appareil floral sur lequel il concentre toute sa vitalité. Il n'aura pas deux sortes de racines, elles seront toutes grêles ; il n'aura pas deux catégories de feuilles,

les dernières seront simplement de plus grande taille.

Mais dans les deux cas, après la chute du cotylédon et de la racine primaire, on voit que la plantule tout entière a disparu sauf la région considérée comme l'axe hypocotyle ; on sait que cette région est réduite à une épaisseur de deux ou trois assises cellulaires qui deviendront ainsi la souche commune à toutes les parties de la plante. Si l'on suit la disparition des premières racines adventives et la formation des nouvelles qui apparaissent toujours au-dessus, on voit même qu'il ne persiste aucun tissu.

## V. — ANATOMIE DE LA PLANTE PRIMORDIALE.

La structure anatomique des premiers organes présente dans tout le genre *Juncus* la plus grande simplicité ; les

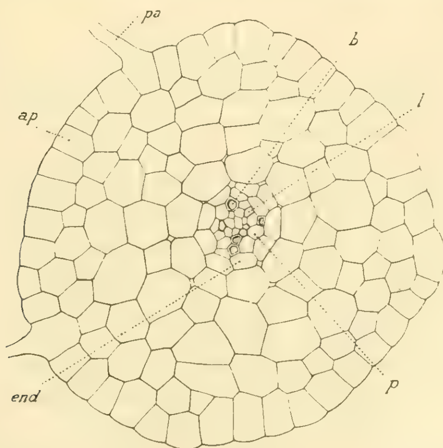



Fig. 7. — Coupe transversale de la racine de *J. squarrosus*. Gr. 300. — *ap*, assise pilifère ; *pa*, poils absorbants ; *end*, endoderme ; *p*, péricycle ; *l*, liber ; *b*, bois.

différences que l'on pourrait noter ne concernent que les dimensions des tissus.

*Racine*. — Une coupe transversale dans une racine primaire âgée d'un mois environ montre une écorce très déve-

loppée et un cylindre central très réduit. La région interne de l'écorce se distingue à peine par des cellules disposées plus régulièrement et séparées par de nombreux méats (fig. 7) ; la dernière assise ne présente pas de parois épaissies ; l'alternance de ses cellules avec celles de l'assise intérieure

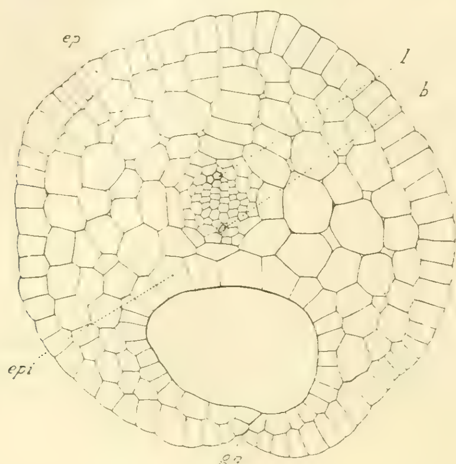



Fig. 8. — Coupe transversale de la base du cotylédon. Gr. 300. — *ép*, épiderme ; *épi*, épiderme interne ; *gn*, gaine ; *l*, liber ; *b*, bois.

sans interposition de méats permet seulement de reconnaître l'endoderme ; elle n'est jamais simple sur tout son périmètre, une ou deux cellules se cloisonnant tangentiellement. L'assise sous-jacente appelée ordinairement péricycle offre une certaine régularité : le tissu conjonctif du cylindre central ne contient en général que cinq ou six cellules extrêmement petites. L'appareil vasculaire se compose de trois faisceaux de bois et de liber alternants ; on distingue toujours au début et bien nettement quatre vaisseaux ligneux à section polygonale : deux isolés dans le péricycle représentent deux des faisceaux réduits ainsi chacun à un seul élément ; les deux autres, placés côte à côte, sont en général l'un dans le péricycle, l'autre à l'intérieur et constituent le troisième faisceau. Le liber, plus difficile à observer, est placé à l'intérieur ; ses trois

faisceaux, formés également chacun d'un ou deux vaisseaux, se rencontrent presqu'au centre du cylindre central où la moelle ne compte que deux ou trois cellules un peu plus grandes.

Le cylindre central a la même épaisseur dès les premiers jours; l'écorce au contraire, d'abord très mince, s'épaissit progressivement.

Des coupes successives montrent la même structure jusqu'à l'approche du collier de poils absorbants ; à cette hauteur, le nombre des éléments conducteurs augmente ; ils sont troublés dans leur disposition par l'apparition des premières radicelles : au lieu de rester disposés dans le sens radial, ils s'étalent en arc au-dessous de l'endoderme. Immédiatement au-dessus, à quelques millièmes de millimètre, on ne retrouve plus qu'un des trois faisceaux ligneux réduit à un ou deux vaisseaux; les deux faisceaux du liber voisins ont également disparu ; le troisième, qui lui était opposé, persiste seul ; un peu plus haut, la coupe rencontre le bourgeon gemmaire, ce qui montre qu'on se trouve en présence de la base du cotylédon (fig. 8).

Ainsi la structure feuille à faisceaux libéroligneux superposés succède brusquement à la structure racine à faisceaux alternes. Si l'on se rappelle l'étude par transparence de la plantule, il est facile de comprendre cette succession ; on a vu en effet les premières racines et la première feuille se différencier presqu'au même point, réduisant à une épaisseur cellulaire l'axe hypocotyle. Les vaisseaux de la racine s'arrêtent tous à cette limite pour se raccorder à ceux qui vont se former dans les nouveaux organes. Mais le cotylédon déjà existant a relié, comme on le sait, son faisceau ligneux à un de ceux de la racine, et c'est la continuité de ce faisceau qu'on retrouve dans les coupes transversales ; on constate maintenant qu'un des faisceaux libériens de la racine s'est réuni de la même façon avec celui du cotylédon.

Ce passage brusque de la racine au cotylédon semble

conforme à ceux que Gérard (1) a décrits : mais on a vu que les vaisseaux naissent isolément et à époques variables dans les premiers organes de la plante : ils sont en outre reliés entre eux par des vaisseaux intermédiaires différents. Il n'y a donc pas continuité du tissu conducteur de la racine au cotylédon et aux autres organes : il y a autant de tissus conducteurs que d'organes. Et c'est de la façon dont ils se raccordent entre eux que dépend la succession plus ou moins rapide de la structure racine à la structure feuille. G. Chauveaud (2) a montré dans des espèces voisines des Joncées cette différenciation des éléments conducteurs ; en général cependant le passage y est moins brusque et l'auteur peut suivre dans le cotylédon la disparition progressive des vaisseaux ligneux les plus anciens et l'apparition de nouveaux qui se superposent bientôt aux vaisseaux libériens.

*Cotylédon.* — La structure de ce dernier peut être décrite en quelques mots : il possède un épiderme très régulier à cellules étroites et allongées ; en certains points deux cellules se distinguent des autres par leur petitesse : elles préparent la formation d'un stomate. L'assise sous-épidermique offre encore une certaine régularité ; le reste de l'écorce constitue un parenchyme de cellules très inégales séparées déjà par de nombreuses lacunes. Au centre, le faisceau libéroligneux unique semble la continuation du cylindre central de la racine ; on se rappelle en effet qu'on ne pouvait distinguer les deux organes dans l'embryon dépourvu de gemmule. Mais la structure de cette région est maintenant bien différente : elle comprend deux faisceaux directement opposés, réduits chacun à un ou deux canaux et constituant les pôles ligneux et libériens de quatre ou cinq rangées de cellules étroites et serrées.

(1) R. Gérard, *Recherches sur le passage de la racine à la tige* (Ann. des Sc. nat., 6e série, vol. XI).

(2) G. Chauveaud, *Sur le passage de la disposition alterne des éléments libériens et ligneux à leur disposition superposée dans le Trocart* (Triglochin) *et dans l'Oignon* (Allium Cepa) (Bull. du Mus. d'hist. nat., I, 1901 et 1902).

Le cotylédon demeure parfaitement cylindrique ; à sa base seulement, il présente une gaine pour le passage de la gemmule. La figure 8 montre l'assise de cellules régulières qui borde cette gaine comme un épiderme interne ; d'abord fermée, elle ne tarde pas à s'ouvrir, ce qui donne à ce niveau une forme pétiolaire au cotylédon ; ses deux bords libres sont entraînés par la croissance de celui-ci qui, à l'état adulte, prend l'aspect d'une feuille engainante à limbe cylindrique (Pl. VIII, fig. 97).

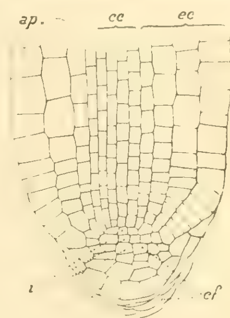


Fig. 9. — Coupe longitudinale à l'extrémité de la racine primaire de *J. squarrosus*. Gr. 300. — *cf*, coiffe ; *i*, initiales ; *ap*, assise pilifère ; *ec*, écorce ; *cc*, cylindre central.

On peut vérifier la structure que l'on vient de décrire par des coupes longitudinales. On voit à l'extrémité de la racine primaire la différenciation des trois tissus du méristème avec leurs trois groupes d'initiales, comme dans la radicule de l'embryon. Le développement suit la marche indiquée par Flahault dans toutes les Monocotylédones, c'est-à-dire que la coiffe se régénère indépendamment de l'épiderme et de l'écorce (1); celle-ci ne comprend que trois ou quatre rangées dont la plus interne se confond avec celles du cylindre central, réduites également à deux ou trois (fig. 9).

La figure 10 montre clairement les rapports anatomiques des différentes parties de la plantule. Le cylindre central s'élargit au collet ; cette section longitudinale montre l'arrêt d'un vaisseau spiralé au-dessus de la région des poils absorbants ; elle rencontre également celui qui est apparu le premier dans le cotylédon du côté de la gemmule. Si l'on suit au microscope les coupes en série, on retrouve la disposition des vaisseaux décrite en coupes transversales ; on voit dans le cylindre central de la racine, des cellules s'allonger et se différencier en vaisseaux pour se raccorder

(1) Flahault, *loc. cit.*

avec ceux qui apparaîtront plus tard dans la gemmule. La disposition de cette dernière dans une gaine à grandes cellules allongées est également caractéristique, et l'on peut

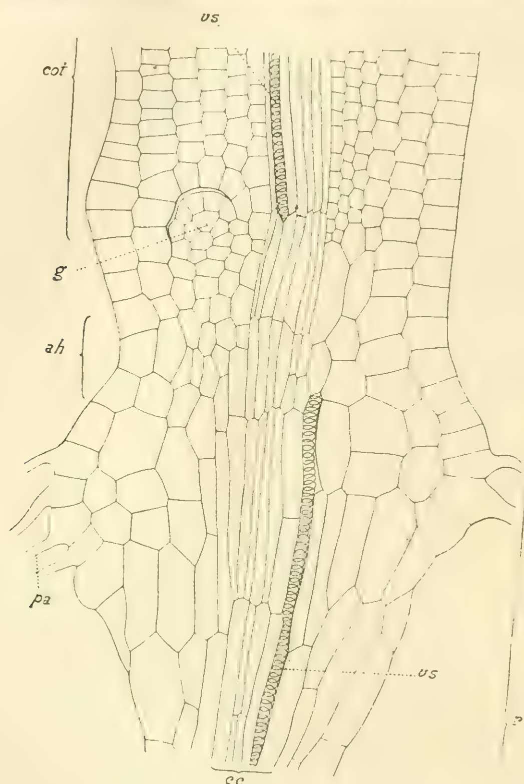



Fig. 10. — Coupe axiale d'une plantule de *J. squarrosus*. Gr. 300. — *ah*, axe hypocotyle; *cot*, cotylédon; *r*, racine; *pa*, poils absorbants; *vs*, vaisseaux spiralés; *cc*, cylindre central; *g*, gemmule.

voir la continuité des tissus de la racine et du cotylédon ; le cylindre central de ce dernier est à peine repoussé par le développement du bourgeon gemmaire. Enfin la réduction de l'axe hypocotyle se montre ainsi qu'on l'a déjà indiqué.

Les radicelles apparaissent à un âge un peu plus avancé au-dessus des poils absorbants, dans le plan qui correspond à l'arrêt des vaisseaux; elles naissent presqu'au-dessus des faisceaux libériens, le péricycle manquant en face des

faisceaux ligneux. Leur écorce est plus mince que dans la racine primaire ; le cylindre central au contraire est mieux indiqué avec trois faisceaux libéroligneux plus différenciés.

*Premières feuilles.* — La structure de la première feuille est très voisine de celle de la gaine cotylédonaire. Elle s'en distingue par l'apparition de deux faisceaux ; d'immenses lacunes séparent le faisceau médian de ces deux nouveaux faisceaux beaucoup plus réduits. Les feuilles suivantes sont de plus en plus développées avec un nombre de faisceaux de plus en plus grand. On sait que dans les Joncs annuels elles sont de bonne heure définitives, tandis que dans les Joncs vivaces, elles sont toutes remplacées par des organes de forme souvent très différente.

## Genre **Luzula**.

Tout ce qui a été décrit dans la germination des Joncs relativement à l'état de la graine mûre et aux premiers phénomènes internes s'applique également aux Luzules. Les semis sont plus réguliers, toutes les graines germant à peu près à la même époque ; on sait en effet que l'embryon atteint partout la même différenciation.

La jeune racine avec son collier de poils absorbants reste d'abord tout entière plongée dans l'énorme mucilage qui couvre le micropyle et qui renferme encore des réserves d'amidon et d'aleurone. Il est possible que l'amidon soit réduit en glucoses directement assimilables (1) par les bactéries qui pullulent dans un milieu aussi favorable ; comme on l'a déjà dit, le mucilage joue surtout un rôle protecteur.

Le cotylédon qui se développe encore le premier et le plus rapidement est vite rejeté sur le côté par la sortie de la gemmule ; beaucoup plus gros que dans les Joncs et toujours cylindrique sauf à sa base engaînante, il s'allonge

(1) J. Laurent, *Recherches sur la nutrition carbonée des plantes vertes à l'aide de matières organiques.* Thèse, juin 1903.

moins, la première feuille le dépassant et le recouvrant en partie au bout de quelques jours. Bourré de chlorophylle et de réserves empruntées à la graine, il persiste fort longtemps, plus de six mois et ne disparaît qu'à l'automne sur des plants venus en mars. A ce moment, sa gaine s'est très élargie et la partie terminale surmontée de la graine est seule cylindrique (Pl. VIII, fig. 98 à 101).

Les premières feuilles apparaissent comme dans les Joncs, mais elles ne se distinguent pas des feuilles définitives et la plante se constitue très vite ; elle ne fructifie cependant pas la première année, ce qui la distingue du Jonc annuel.

La racine primaire disparaît avant le cotylédon, remplacée par de nombreuses radicelles qui se succèdent rapidement de bas en haut : les bourgeons n'apparaissent à la base de la pousse que très tard ; on sait que la souche ou le rhizome se constituent parallèlement ; mais les racines qui apparaîtront sur ces organes souterrains ne seront pas, comme dans les Joncs vivaces, différentes des premières ; elles seront toujours, comme dans les Joncs annuels, réduites à des fils très fins.

*Structure interne.* — La structure interne des jeunes Luzules est identique à celle qui a été décrite pour le genre *Juncus* et la même dans toutes les espèces étudiées. Mais la plus grande taille des organes a permis d'obtenir des coupes à la main plus nettes que les coupes en série nécessitées par la petitesse des plantules de Joncs.

Une section transversale dans une jeune racine primaire montre l'assise pilifère qui recouvre une rangée de cellules aplaties tangentiellement et correspondant à l'assise subéreuse. Le reste de l'écorce très épaisse est formé de grandes cellules partout irrégulières ; dans les dernières assises seulement, on rencontre quelques méats. L'endoderme est à peine distinct, et on passe insensiblement au cylindre central qui est très réduit (fig. 11). Ce dernier renferme trois systèmes de bois et de liber alternants ; trois

vaisseaux spiralés sont isolément situés dans le péricycle; un quatrième est interne. La moelle est réduite à deux ou trois cellules un peu plus grandes.

En se rapprochant du collet (fig. 12 et 13), on voit s'ar-

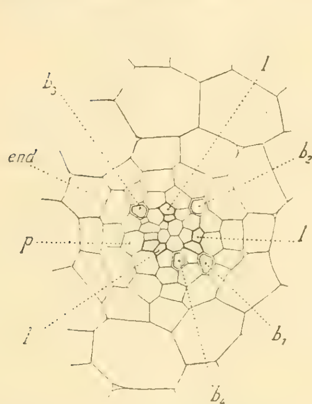



Fig. 11. — Coupe transversale de la racine primaire de *Luzula campestris*. Gr. 300. — *end*, endoderme; *p*, péricycle; *l*, liber; $b_1b_2b_3b_4$, bois.

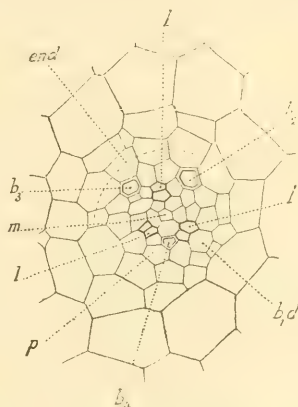



Fig. 12. — Coupe transversale menée à un niveau supérieur à la figure 11. Gr. 300. Le vaisseau $b_1$ a disparu.

rèter successivement et presque au même niveau les trois vaisseaux du bois situés dans le péricycle; les deux faisceaux de liber placés de chaque côté du vaisseau interne disparaissent également; on ne rencontre plus que ce dernier vaisseau ligneux opposé à une partie du troisième faisceau libérien : c'est la disposition superposée indiquant la base du cotylédon et la structure feuille. Le cylindre central s'élargit en effet du côté du vaisseau ligneux et bientôt la gemmule apparaît en ce point.




Fig. 13. — Coupe transversale menée au niveau du collet. Gr. 300. Le vaisseau ligneux interne $b_4$ demeure seul avec le faisceau de liber opposé *l*.

La figure 14 montre la disposition du cotylédon et de sa gaine commençant à s'ouvrir pour la sortie de la gemmule A part les plus grandes dimensions de la coupe, on voit qu'elle est

identique à celle des *Juncus*. A un stade plus âgé, on rencontre un grand nombre de vaisseaux, ce qui rend

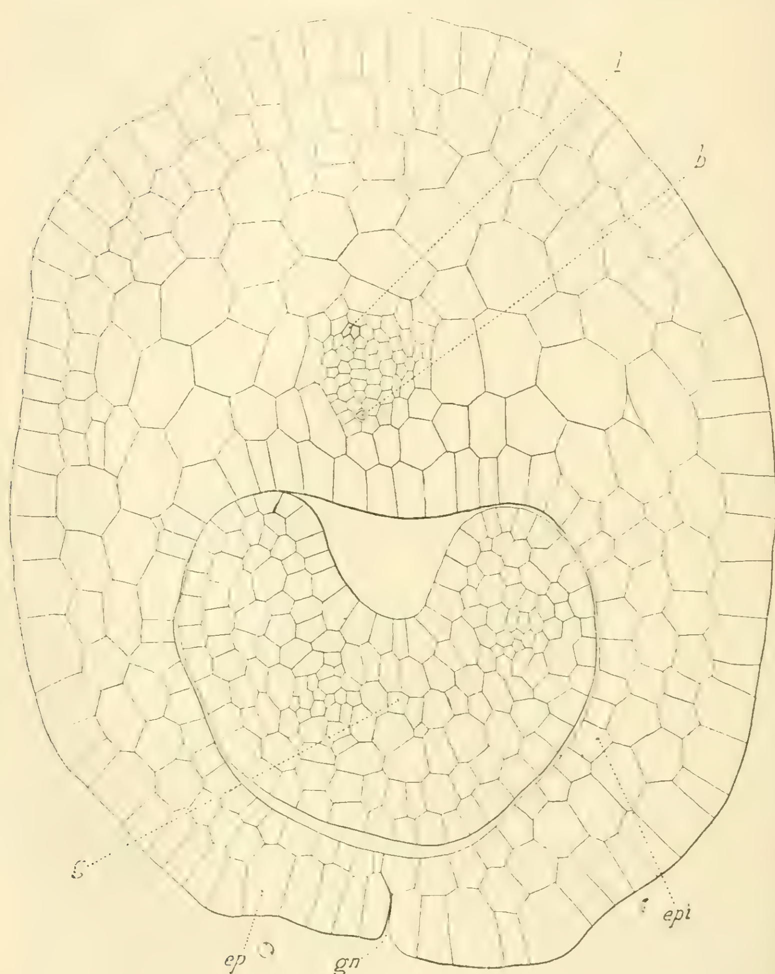



Fig. 14. — Coupe transversale du cotylédon très jeune. Gr. 300. — *ép*, épiderme *épi*, épiderme intérieur ; *gn*, gaine ; *b*, bois ; *l*, liber.

plus difficile l'explication du raccordement du cotylédon et de la gemmule avec la racine.

Une coupe transversale (fig. 15) dans le cotylédon adulte et à sa partie supérieure complètement cylindrique montre

que le tissu conducteur s'est considérablement développé; on rencontre cinq ou six vaisseaux ligneux séparés d'un nombre égal de vaisseaux libériens par un massif cellulaire épais. Le parenchyme tout entier imprégné de chlorophylle et très riche en réserves, présente de grandes lacunes;

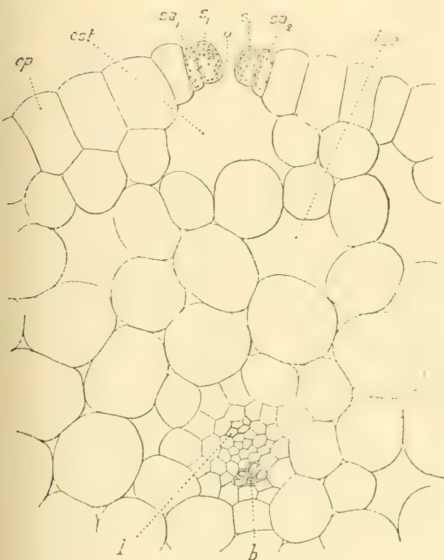



Fig. 15. — Coupe transversale du cotylédon âgé de trente jours. Gr. 300. — *ép*, épiderme ; *o*, ostiole ; $s_1s_2$, cellules stomatiques ; $sa_1sa_2$, cellules annexes ; *cst*, chambre sous-stomatique ; *lac*, lacune ; *b*, bois ; *l*, liber.

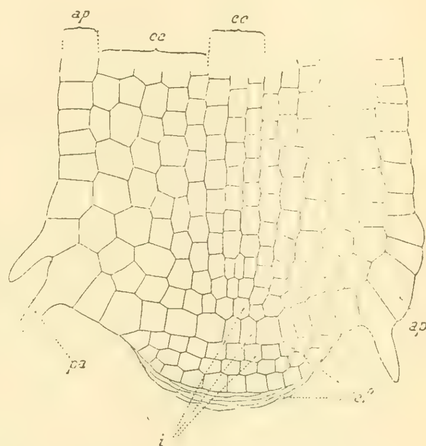



Fig. 16. — Coupe longitudinale à l'extrémité de la racine primaire de *Luzula campestris*. Gr. 300. — *cf*, coiffe ; *i*, initiales ; *pa*, poils absorbants ; *ap*, assise pilifère ; *éc*, écorce ; *cc*, cylindre central.

l'épiderme régulier est interrompu de distance en distance par des stomates qui s'ouvrent sur de vastes chambres sous-stomatiques; ils se distinguent des stomates décrits par Duval-Jouve (1) sur les feuilles de Joncs par leurs deux cellules ostiolaires plus grandes que les cellules annexes.

Une coupe longitudinale (fig. 16) dans la jeune racine montre encore les trois groupes d'initiales et les relations de la coiffe avec l'assise pilifère. Enfin, on peut voir que la

(1) Duval-Jouve, *loc. cit.*

structure primordiale des Luzules est identique à celle des Joncs ; malgré la plus grande épaisseur de l'écorce et du cylindre central, la différenciation est la même.

## RÉSUMÉ

Les faits observés au cours de ces recherches peuvent se condenser de la manière suivante :

*Sac embryonnaire.* — Le sac embryonnaire, aux approches de la fécondation, occupe environ la moitié du volume du nucelle ; il renferme des substances de réserve, en particulier des granulations d'amidon. Les huit noyaux endospermiques se disposent normalement ; on a toujours trouvé les deux noyaux polaires séparés ; les deux synergides disparaissent de bonne heure avant la fécondation ; elles sont résorbées par l'oosphère et ne servent pas à guider puis à nourrir le tube pollinique à sa sortie du micropyle. Les anthérozoïdes en forme d'arc très recourbé offrent les caractères particuliers signalés dans les autres plantes. L'oosphère à peu près sphérique contient dans sa partie supérieure une grande vacuole ; au moment de la fécondation, on voit l'extrémité du nucelle avec les téguments s'étirer vers le haut comme pour aller au-devant du tube pollinique. L'œuf se forme excessivement vite et on n'a pu qu'observer côte à côte les deux gamètes reproducteurs. La fécondation du noyau secondaire ou peut-être de l'un seulement des deux noyaux polaires, car on n'a pu assister à leur union, précède toujours la fécondation de l'oosphère.

La pollinisation est directe dans certains Joncs annuels et en particulier dans *J. bufonius* dont les fleurs sont toujours cléistogames ; le plus souvent, dans les autres espèces, il y a protandrie, mais la maturité des étamines suit de très près celle des ovules.

Le sac embryonnaire et ses différentes parties sont constitués de la même façon dans les deux genres *Juncus* et

*Luzula*; dans ce dernier, ils se distinguent cependant par une plus grande taille, et de plus toutes les fleurs sont protandres.

*Développement de l'œuf.* — L'oosphère fécondée s'attache au sac embryonnaire par un large pédicule dans lequel se loge la vacuole déjà signalée. La première division de l'œuf est toujours transversale et donne deux cellules superposées. Celles-ci ne se divisent pas dans le même sens : l'une intérieure, correspondant à l'embryon, se divise verticalement, l'autre correspondant au suspenseur, transversalement. La segmentation ne se fait pas non plus dans le même ordre; elle se produit en premier lieu tantôt chez l'une, tantôt chez l'autre.

L'embryon s'accroît rapidement, pourvu dès le début d'un épiderme qui se développe parallèlement avec la partie centrale dont les divisions cellulaires sont irrégulières. Le suspenseur est, au début, formé de trois cellules superposées; les deux inférieures se distinguent de l'ensemble par leur grande taille et disparaissent de bonne heure; la cellule supérieure se multiplie tardivement pour donner un tissu intimement uni à celui qui provient de la cellule embryonnaire. L'embryon ainsi constitué affecte d'abord la forme d'une toupie, la pointe tournée vers le micropyle, il devient ensuite ovale, presque cylindrique et conserve à la maturité cette forme dans les espèces vivaces. Dans les Joncs annuels, il continue à s'épaissir vers le micropyle et prend la forme d'un tronc de cône dont la base vient s'appliquer près du tégument.

Après la disparition des deux cellules inférieures du suspenseur, un épiderme général semble envelopper l'organe tout entier encore indifférencié; mais bientôt, on peut distinguer à la base les différentes parties d'une radicule : la coiffe se détache nettement de l'ensemble; ses initiales ainsi que celles de l'écorce placées immédiatement au-dessus appartiennent au tissu formé par la troisième cellule persistante du suspenseur. Les initiales du cylindre central dépendent au contraire du tissu provenant de la cellule embryonnaire. Cette radicule est très réduite ; la plus grande

partie de l'embryon qui la continue exactement représente le cotylédon : dans les Joncs annuels on voit en effet apparaître dans un certain nombre d'ovules une gemmule qui indique la valeur anatomique des deux organes.

L'embryon des Joncées présente ainsi les plus grandes analogies avec ceux d'*Alisma Plantago* et de *Sagittaria variabilis* décrits par Schaffner. Et l'on ne peut, comme on le faisait jusqu'ici, dernièrement encore avec Goebel, le considérer comme indifférencié ; il est tout au plus incomplet dans les Joncs vivaces où la gemmule n'apparaît qu'après la germination.

Dans le genre *Luzula*, l'embryon, environ quatre fois plus gros que celui des *Juncus* annuels, présente la même forme et une différenciation encore plus grande. Le suspenseur contribue également à la constitution d'une partie de la radicule ; sa région éphémère se compose de trois éléments, tandis qu'il n'y en a que deux dans les Joncs.

*Ce que deviennent les antipodes.* — Les trois antipodes offrent des caractères tout à fait particuliers : aussitôt après la fécondation, les deux latérales déjà en voie de régression disparaissent, la médiane au contraire grandit considérablement ; son noyau se fragmente en plusieurs autres de taille inégale qui se multiplient à leur tour et se portent à la périphérie de l'antipode de plus en plus volumineuse : il ne se produit pas de membrane entre ces différents noyaux. Lorsque l'embryon possède une dizaine de cellules, elles se colorent plus faiblement au milieu du protoplasme qui se désagrège ; la masse tout entière devient un tissu résiduel qui persiste néanmoins en partie. Il arrête le développement de l'albumen vers le bas de l'ovule et protège contre toute destruction ultérieure la région du nucelle située en deçà de la chalaze ; il permet encore aux sucs nourriciers du faisceau vasculaire de se répartir sur les côtés et à la surface de l'albumen en formation.

L'étude comparative de différents auteurs sur une semblable multiplication des antipodes ne permet pas d'en

définir exactement et d'une façon générale le rôle physiologique. Au point de vue anatomique, la fréquence du phénomène dans les Monocotylédones inférieures permet de les considérer comme des cellules endospermiques en voie de régression ; le tissu qu'elles peuvent former correspond alors à l'endosperme des Gymnospermes ou au prothalle des Cryptogames vasculaires.

*Formation de l'albumen.* — Le développement de l'albumen ne présente aucune différence dans les deux groupes de Joncées. Les deux premiers noyaux à la suite d'une segmentation oblique se dirigent vers les pôles du sac embryonnaire ; chacun d'eux se divise verticalement pour donner deux couples qui se dédoublent transversalement, ce qui donne huit noyaux ; les deux couples extrêmes arrivent, l'un au contact de l'embryon, formé de deux éléments, l'autre au contact de l'antipode persistante. Dans le genre *Luzula*, on compte seize noyaux à ce stade. Les divisions nucléaires continuent, mais d'une façon irrégulière ; les noyaux libres se rangent à la périphérie du sac où les réserves granuleuses se sont amassées ; elles se condensent autour de chacun d'eux, puis se disposent en bandes perpendiculaires à la paroi. Les noyaux se multiplient maintenant dans l'intérieur jusque-là occupé par une immense vacuole. Mais les traînées protoplasmiques les entourent et constituent bientôt de véritables éléments cellulaires qui remplissent la cavité du sac, puis s'étendent vers l'extérieur aux dépens du nucelle. Ce dernier tissu disparaîtra complètement, sauf dans la région chalazienne à l'abri du résidu antipodial. A l'intérieur du contenu cellulaire de l'albumen, au milieu des vacuoles, on voit apparaître différentes granulations qui grossissent de plus en plus et finissent par remplir les petits espaces vides ; les réserves qui s'accumulent ainsi sont essentiellement constituées par des grains d'amidon et d'aleurone ; on distingue encore des matières grasses, mais en très petite quantité. L'albumen devient ainsi très riche, et peu résorbé par l'embryon, il persiste en grande partie

dans la graine mûre. Son assise extérieure présente les caractères particuliers décrits par Guignard : c'est l'assise digestive remplie de grains d'aleurone ; elle est adossée au tégument interne ; elle enveloppe l'embryon et l'albumen sauf vers le bas où elle est interrompue par la masse antipodiale.

*Développement des téguments.* — Dans le genre *Juncus*, les deux téguments de l'ovule sont formés chacun de deux assises : le tégument externe se remplit de matières de réserve ; son assise interne se charge des mêmes produits que l'albumen, grains d'amidon et grains d'aleurone qui apparaissent très tôt. Son assise externe perd son contenu ; le protoplasme et le noyau de chaque cellule sont repoussés vers l'intérieur par un produit mucilagineux qui se développe à la face interne de la paroi épidermique ; il est particulièrement abondant aux deux extrémités de l'ovule.

Dans le genre *Luzula*, le tégument interne se compose encore de deux assises dont l'intérieure seulement constituera l'enveloppe protectrice. Le tégument externe comprend toujours au moins quatre assises de cellules ; l'assise épidermique est formée de grands éléments avec un abondant mucilage. Elle renferme également, ainsi que les trois assises sous-jacentes, beaucoup plus étroites, une grande quantité de réserves.

Le développement inégal du tégument externe aux deux extrémités de l'ovule permet de séparer les Luzules en deux groupes : d'un côté *Luzula Forsteri* et *L. vernalis* ; de l'autre, *L. campestris*, *L. sylvatica*, *L. pediformis*.

Dans tous les cas, le faisceau vasculaire uninerve pénètre dans le tégument externe et forme un raphé à peine saillant dans les Joncs, énorme au contraire dans les Luzules, et particulièrement dans *L. Forsteri* et *L. vernalis*.

En résumé, l'enveloppe de la graine des Joncées constitue par son tégument interne un organe essentiellement protecteur; elle joue encore par son tégument externe, et grâce à ses réserves et à son mucilage, un rôle physiologique considérable.

*Germination.* — Les premiers phénomènes de la germination mettent en évidence l'importance du cotylédon qui s'accroît rapidement : il soulève la graine et atteint vite une longueur de plus d'un 1/2 centimètre ; complètement vert dès le premier jour, il constitue un puissant organe d'assimilation. Il est chargé de la digestion des réserves de la graine ; ces dernières sont dissoutes en même temps par les diastases de l'albumen, surtout abondantes dans l'assise digestive.

La racine primaire reste d'abord très courte ; la base de l'axe hypocotyle excessivement réduit est indiquée par un collier de poils absorbants très curieux. On peut voir par transparence les premiers vaisseaux spiralés se différencier à l'intérieur de la jeune plantule : ils naissent séparément, l'un dans le cotylédon, puis les autres dans la racine ; un vaisseau de raccordement établit ensuite la communication entre l'un de ces derniers et le vaisseau cotylédonaire.

La gemmule n'apparaît au dehors que plus tard, surtout dans les Jones vivaces où le développement est beaucoup moins rapide que dans les Jones annuels. La structure primordiale est tout à fait distincte de la structure définitive. Dans toutes les espèces, les premières feuilles ont la même forme ; elles sont aplaties et représentent comme le cotylédon des organes d'assimilation. Elles disparaissent d'ailleurs presque en même temps, parfois au bout de six mois, remplacées par les organes définitifs. Dans les Luzules, les premiers organes persistent.

*Anatomie.* — La racine primaire renferme trois faisceaux ligneux alternes avec trois faisceaux libériens. Quand on arrive au collet, ces trois faisceaux s'arrêtent ; une moitié de l'un des faisceaux ligneux se relie par des vaisseaux intermédiaires au faisceau ligneux du cotylédon ; une partie du faisceau libérien qui lui était opposé dans la racine se réunit de la même façon à celui du cotylédon, de sorte que brusquement la disposition superposée de la feuille se trouve réalisée dans cet organe. Les deux autres systèmes conducteurs de la racine et ce qui reste du précédent entre-

ront de la même façon en communication avec les appareils vasculaires qui se différencieront plus tard dans la gemmule et dans les racines latérales.

Les premières feuilles présentent les plus grandes analogies avec la gaine cotylédonaire ; elles s'en distinguent par des faisceaux de plus en plus nombreux. La structure définitive est réalisée de très bonne heure dans les Joncs annuels, beaucoup plus tard dans les Joncs vivaces.

## CONCLUSIONS

En peu de mots, les principaux faits qui se dégagent de cet ensemble sont :

1° *La fécondation de l'oosphère et la pollinisation particulière de certains* Juncus ;

2° *L'embryon incomplet dans les Joncs vivaces, parfois normalement constitué dans les Joncs annuels, toujours complet dans les Luzules ;*

3° *La persistance d'une partie du suspenseur qui forme la coiffe et l'écorce de la radicule ;*

4° *Le tissu antipodial particulièrement développé dans le genre* Luzula ;

5° *La richesse de l'albumen et ses relations avec l'assise protéique et le tissu antipodial ;*

6° *La structure des téguments qui constituent des organes de protection et des organes de réserves et dont les modifications permettent de diviser le genre* Luzula *en deux groupes bien distincts ;*

7° *Les différences morphologiques entre les organes de la plante primordiale et ceux de la plante définitive :*

8° *Le passage brusque de la disposition alterne des éléments libériens et ligneux de la racine à leur disposition superposée dans le cotylédon et les premières feuilles.*

Ces recherches ont été faites au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne et au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau. J'adresse à M. Gaston Bonnier, Membre de

l'Institut, Professeur à la Sorbonne et Directeur de ces Laboratoires, l'expression de ma profonde gratitude pour les bienveillants encouragements qu'il n'a cessé de me prodiguer. J'adresse également mes plus vifs remerciements à M. Molliard, Maître de Conférences à la Sorbonne, dont les conseils m'ont été si précieux.

---

# EXPLICATION DES PLANCHES

Lettres communes à toutes les figures.

*alb*, albumen.
*albd*, albumen digéré.
*al*, aleurone.
*am*, amidon.
*az*, anthérozoïdes.
*ant*, antipodes.
*ant. l*, antipodes latérales.
*ant. m.*, antipode médiane.
*ad*, assise digestive.
*as. e*, assise externe.
*as. i*, assise interne.
*ap*, assise pilifère.

*b*, bois.

*ca*, cellules annexes.
*cst*, cellules stomatiques.
*ch*, chalaze.
*cf*, coiffe.
*cot*, cotylédon.
*cc*, cylindre central.
*cc. cot*, cylindre central du cotylédon.
*ec*, écorce.
E, embryon.
*ep*, épiderme.
*ep. n*, épiderme du nucelle.

*fv*, faisceau vasculaire.
*fd*, feuilles définitives.
*fg*, feuille gemmaire.
*fp*, feuille primordiale.

*gn*, gaine.
*g*, gemmule.
*gl. al*, globoïde de l'aleurone.
*gr*, graine.

*h*, hile.

*l*, liber.

*mb*, membrane.
*mbl*, membrane lignifiée.
*mi*, micropyle.
*muc*, mucilage.
*muc. mi*, mucilage du micropyle.

N, noyau.
*n. alb*, noyaux de l'albumen.
*n*, noyaux de l'antipode.
*np*, noyaux polaires.
*nc*, nucelle.
*nc. p*, nucelle persistant.

ω, œuf.
*oo*, oosphère.
*o*, ostiole.
*ov*, ovaire.

*pov*, paroi de l'ovaire.
*pl*, plantule.
*pa*, poils absorbants.

R, racine.
*rl*, racines latérales.
*rp*, racine primaire.
*rph*, raphé.

*se*, sac embryonnaire.
S, suspenseur.
*sp*, suspenseur persistant.
*sd*, suspenseur qui disparaît.
*sy*, synergides.

*tg*, tégument.
*tg.e*, tégument externe.
*tg. i*, tégument interne.
*t. ant*, tissu antipodial.
*tp*, tube pollinique.

*vac*, vacuole.

## PLANCHE I

*Développement de l'embryon. — Juncus bufonius.* G = 360.

Fig. 1. — Sac embryonnaire avec les huit noyaux d'endosperme. Antipode médiane déjà plus grande que les deux antipodes latérales.
Fig. 2. — Première division de l'œuf.
Fig. 3. — La cellule S se divise transversalement.
Fig. 4. — La cellule E se divise verticalement.
Fig. 5, 6 et 7. — La cellule supérieure de S se divise transversalement. Les premiers cloisonnements de E donnent déjà un épiderme et une partie centrale qui se multiplie en tous sens.
Fig. 8, 9 et 10. — Premières divisions longitudinales de la cellule supérieure de S.
Fig. 11 et 12. — L'assise unicellulaire provenant de S se cloisonne tangentiellement ; la partie supérieure provenant de E s'accroît très vite.
Fig. 13. — Les deux cellules inférieures de S se détachent.
Fig. 14, 15, 16, 17 et 18. — L'activité cellulaire se porte vers le micropyle et l'embryon, jusque-là pyriforme, devient ovale. Tout l'organe semble enveloppé par un épiderme général. Au centre, des cellules étroites et allongées présagent la structure vasculaire. Un trait accentué montre la partie de l'embryon qui provient de la cellule E et celle qui provient de S dont les deux premiers éléments formés ont disparu.
Fig. 19. — Embryon presque adulte; il s'est encore élargi à sa partie inférieure et a pris la forme d'un tronc de cône. L'apparition de la gemmule fait connaître le cotylédon. Le tissu provenant de S donne la coiffe et l'assise pilifère qui se raccorde avec l'épiderme du cotylédon. L'axe hypocotylé n'est pas encore indiqué.

## PLANCHE II

*Juncus lamprocarpus.* G = 360.

Fig. 20. — Division de l'œuf. Formation de E et de S.
Fig. 21. — S se divise transversalement.
Fig. 22. — E se divise ensuite dans le sens vertical.
Fig. 23. — La cellule supérieure de S s'est divisée transversalement et l'élément supérieur formé se divise longitudinalement.
Fig. 24, 25, 26, 27 et 28. — Premiers stades de l'embryon. La région supérieure s'accroît rapidement.
Fig. 29, 30, 31, 32, 33 et 34. — L'assise supérieure qui provient de S se cloisonne tangentiellement, puis en tous sens. L'embryon demeure pyriforme et se termine par les deux cellules inférieures du suspenseur.
Fig. 35. — Embryon presque adulte. Les deux éléments inférieurs du suspenseur ont disparu. La coiffe et l'assise pilifère commencent à se différencier. Le cylindre central du cotylédon est à peine indiqué.

## PLANCHE III

Genre *Luzula.*

Fig. 36. — Fécondation dans *Luzula Forsteri.* Les deux premiers noyaux de l'albumen sont formés. L'antipode médiane a grandi ; son noyau com-

mence à se fragmenter. Les deux antipodes latérales sont résorbées. G = 450.

Fig. 37. — Sac embryonnaire de *Luzula campestris* avec antipodes allongées. G = 300.

Fig. 38. — Premier cloisonnement de l'œuf. G. = 300.

Fig. 39. — Division verticale de E et transversale de S.

Fig. 40, 41, 42, 43 et 44. — Multiplication de E; la cellule supérieure de S s'est divisée transversalement; l'élément supérieur ainsi formé se cloisonne dans le sens vertical.

Fig. 45 et 46. — La cellule moyenne de S se divise encore transversalement.

Fig. 47, 48, 49, 50 et 51. — L'embryon d'abord pyriforme devient ovale.

Fig. 52, 53, 54 et 55. — L'embryon s'élargit de plus en plus vers le micropyle et l'extrémité radiculaire commence à se différencier. Les trois éléments inférieurs du suspenseur ont disparu.

Fig. 56. — Embryon presque adulte. Apparition de la gemmule; on voit au-dessus le cotylédon énorme et au-dessous la radicule très réduite. L'assise pilifère se sépare de la coiffe. Comme dans *Juncus bufonius*, on ne peut définir l'axe hypocotylé.

## PLANCHE IV

*Développement de l'albumen.* G = 600.

Fig. 57. — Sac embryonnaire de *Juncus bufonius*. Les deux premiers noyaux de l'albumen.

Fig. 58. — Ils se dédoublent dans le sens vertical.

Fig. 59 et 60. — Les deux couples extrêmes viennent se placer, l'un près de l'embryon, l'autre près de l'antipode médiane persistante.

Fig. 61. — Sac embryonnaire de *Luzula campestris*. Formation des premiers noyaux de l'albumen ; le noyau de l'antipode médiane commence à se fragmenter.

Fig. 62. — Constitution des premières cellules de l'albumen ; leur membrane n'est pas encore constituée. Le protoplasme est rempli de vacuoles rayonnant autour du noyau central.

Fig. 63. — Apparition de la membrane cellulosique.

Fig. 64. — Développement de l'antipode médiane dans *Luzula vernalis*; les noyaux se multiplient activement.

Fig. 65. — La même antipode un peu plus tard; les noyaux se rendent à la périphérie, et la région centrale commence à perdre son contenu.

Fig. 66. — Cellule d'albumen dans *Luzula campestris*, avec grains d'amidon et grains d'aleurone.

Fig. 67. — Cellule du tégument externe rempli des mêmes réserves.

Fig. 68. — Gros grain d'amidon avec le hile fissuré.

Fig. 69. — Grains d'aleurone dans l'assise protéique et les cellules d'albumen voisines.

Fig. 70. — Globoïde dans un grain d'aleurone isolé.

## PLANCHE V

*Développement des téguments.* G = 300.

Fig. 71. — Ovule de *Juncus glaucus* avant la fécondation; les téguments n'ont pas encore de paroi épaissie.

Fig. 72. — Extrémité micropylaire d'un ovule de *Juncus bufonius*. On voit le mucilage de l'assise externe du tégument externe et l'épaississement des parois internes des deux téguments; le micropyle est obstrué par un tissu mucilagineux et par les replis de la paroi la plus interne.

Fig. 73. — Les assises des téguments se relient à la chalaze; les cellules de cette région commencent à s'épaissir; elles sont surmontées d'un épais mucilage et deux ou trois assises de nucelle les séparent de l'antipode médiane en voie de destruction.

Fig. 74. — Ovule de *J. bufonius* plus âgé. Épaississement considérable de la paroi interne du tégument interne, surtout vers le micropyle; à son contact l'épiderme du nucelle n'a pas complètement disparu. L'embryon a digéré l'albumen autour de lui.

Fig. 75. — La chalaze est complètement lignifiée. On voit au-dessus le nucelle persistant. Les débris de la masse antipodiale recouvrent tout l'albumen et se relient sur les côtés à l'assise digestive.

## PLANCHE VI

Fig. 76. — Coupe axiale dans un ovule de *Luzula campestris* avant la fécondation. On voit le faisceau vasculaire au milieu du tégument externe; ce dernier forme au micropyle un abondant tissu mucilagineux; on remarque la grande épaisseur de l'assise intérieure du tégument interne; elle alterne avec l'épiderme du nucelle dont les cellules sont également de grande taille. On voit l'extrémité supérieure de ce tégument s'allonger comme pour aller au-devant du tube pollinique. G = 300.

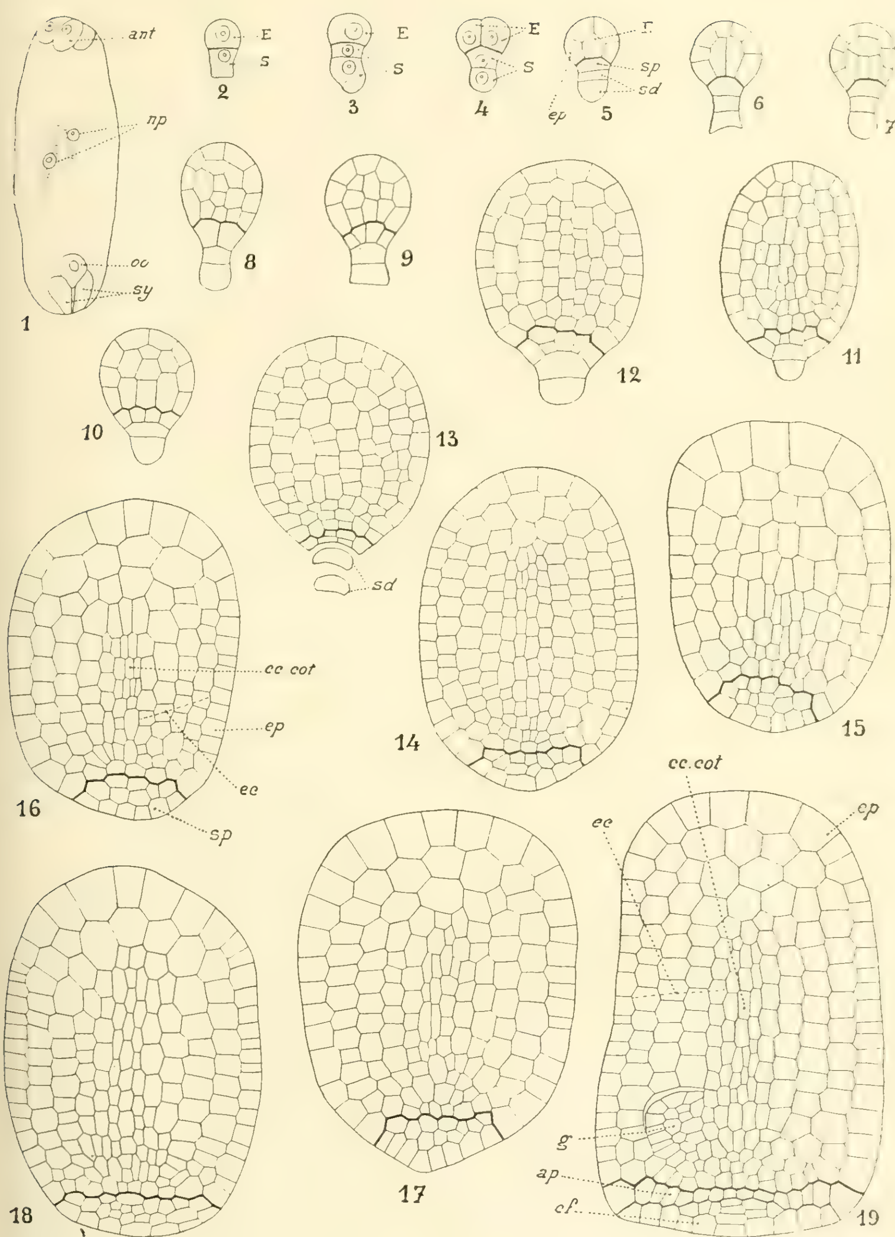
Fig. 77. — Coupe longitudinale à l'extrémité micropylaire des téguments dans un ovule de *L. Forsteri* plus âgé. Les cellules du tégument externe commencent à se transformer en mucilage; on remarque la grande épaisseur de l'assise externe de ce tégument.

Fig. 78. — Extrémité opposée du même ovule. La coupe axiale passe en dehors du raphé. L'assise interne du tégument interne est très large et se divise à son extrémité; elle n'est pas encore lignifiée. Le tissu chalazien est épaissi; il est au contact du nucelle qui persistera au-dessous et sur les côtés des débris antipodiaux comme dans les *Juncus*.

Fig. 79. — Coupe longitudinale dans la paroi latérale d'un ovule de *L. Forsteri*. Le tégument externe est formé de quatre assises semblables. Le tégument interne renferme deux assises dont l'interne est toujours plus épaisse.

Fig. 80 et 81. — Coupe axiale dans deux ovules de *L. Forsteri* et *L. vernalis*, après la fécondation. Le raphé très large forme autour de la chalaze un énorme mucilage; le micropyle est également enveloppé dans un tissu semblable, un peu moins épais dans *L. vernalis*. G = 80.

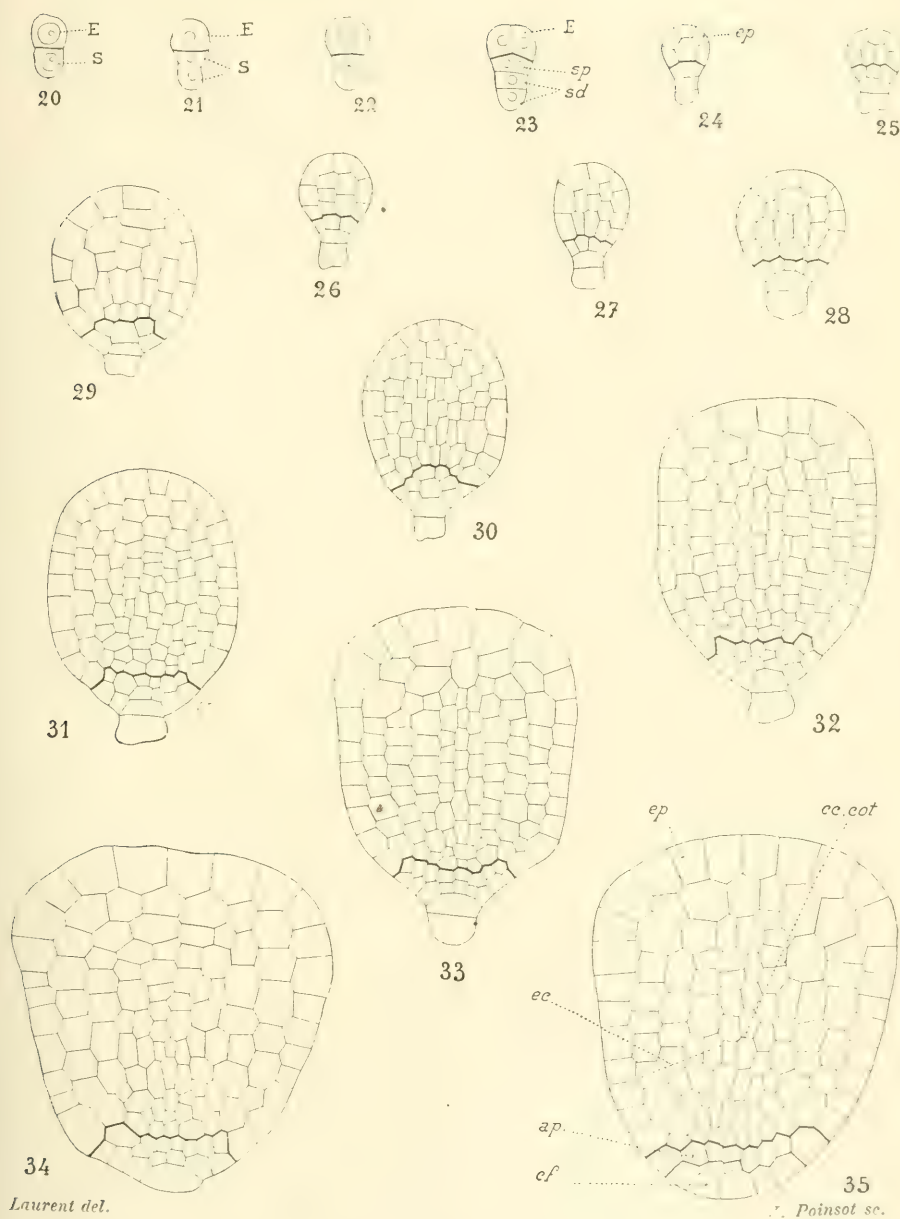
Fig. 82 et 83. — Coupes correspondantes dans *L. campestris* et *L. sylvatica*.




Laurent del.

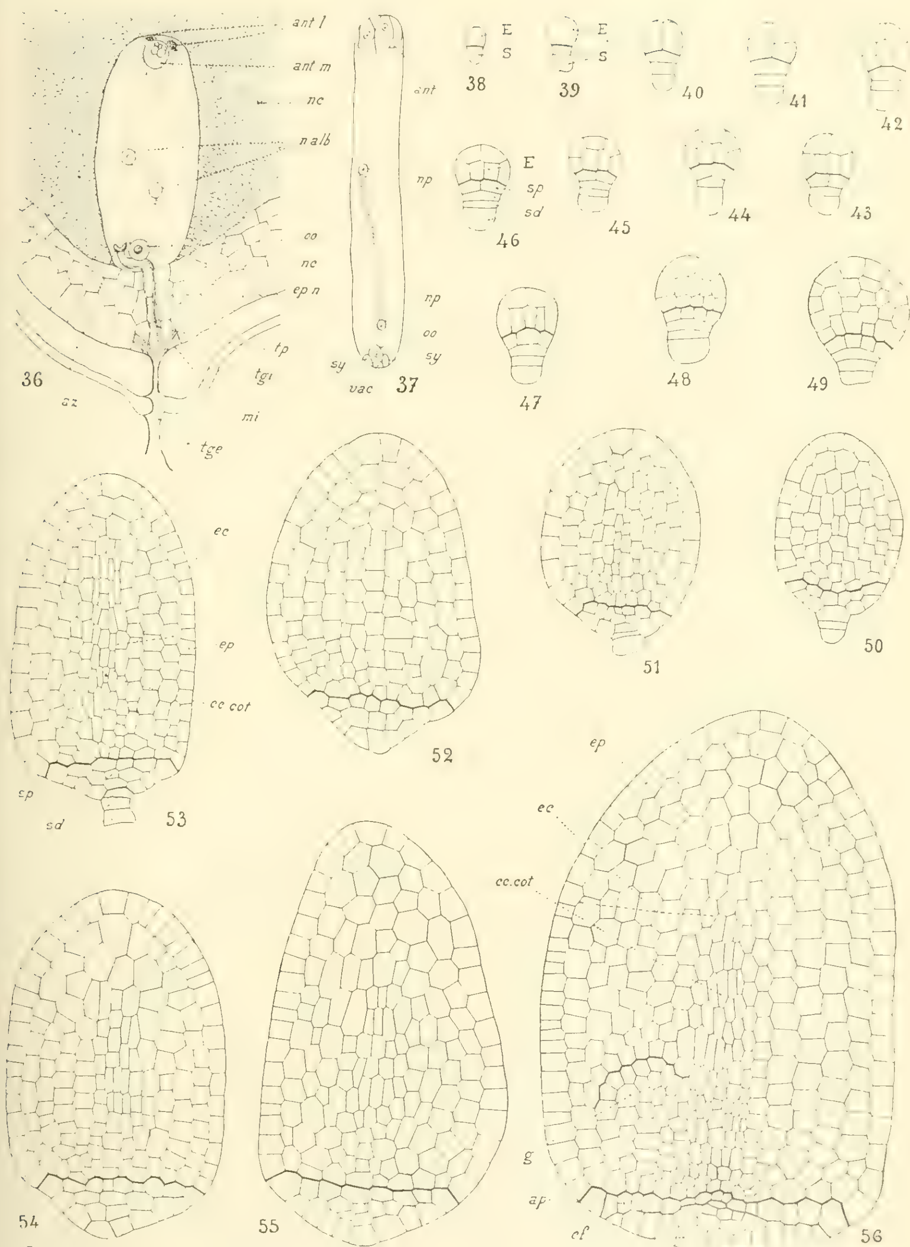
J. Poinsot sc.

*Juncus bufonius.*



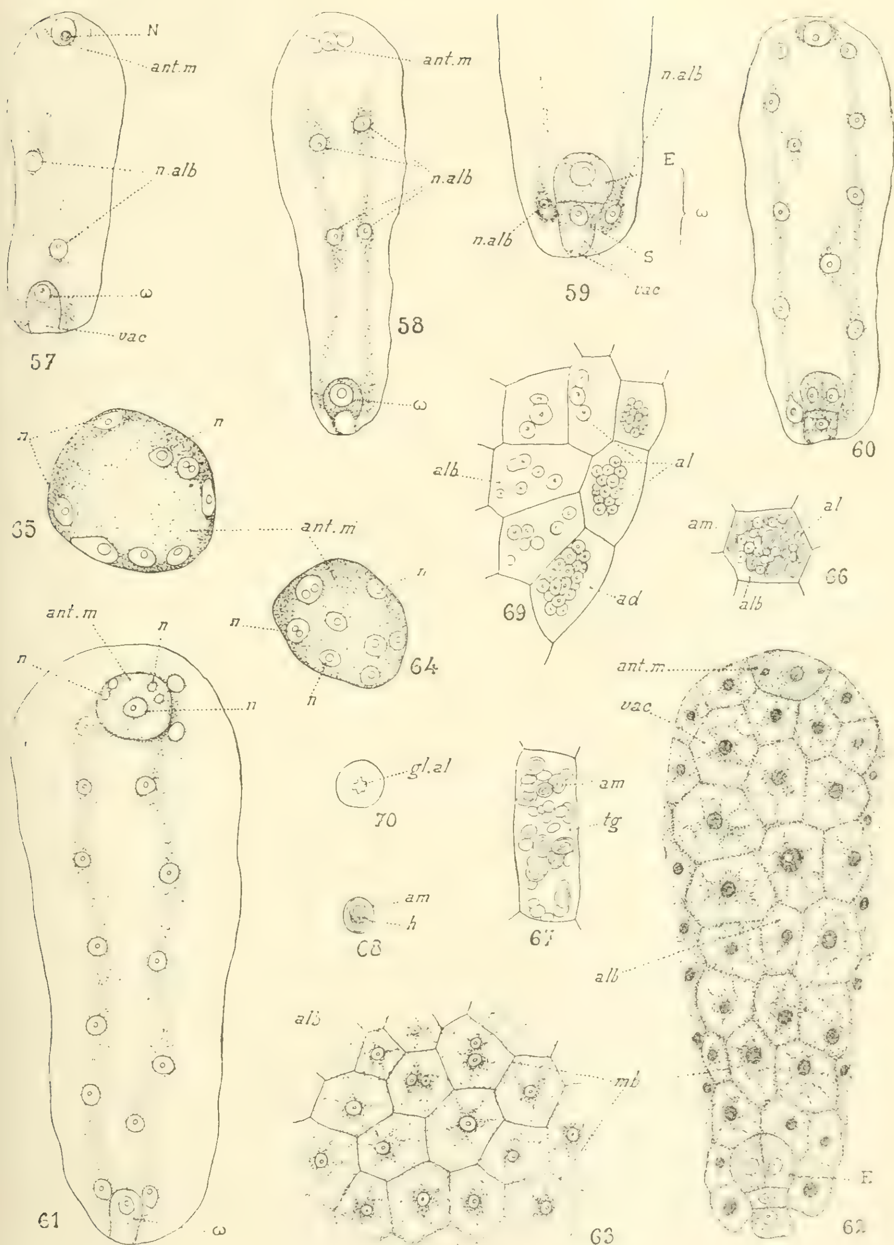

Laurent del. J. Poinsot sc.

*Juncus lamprocarpus.*




Laurent del. J. Poinsot sc.

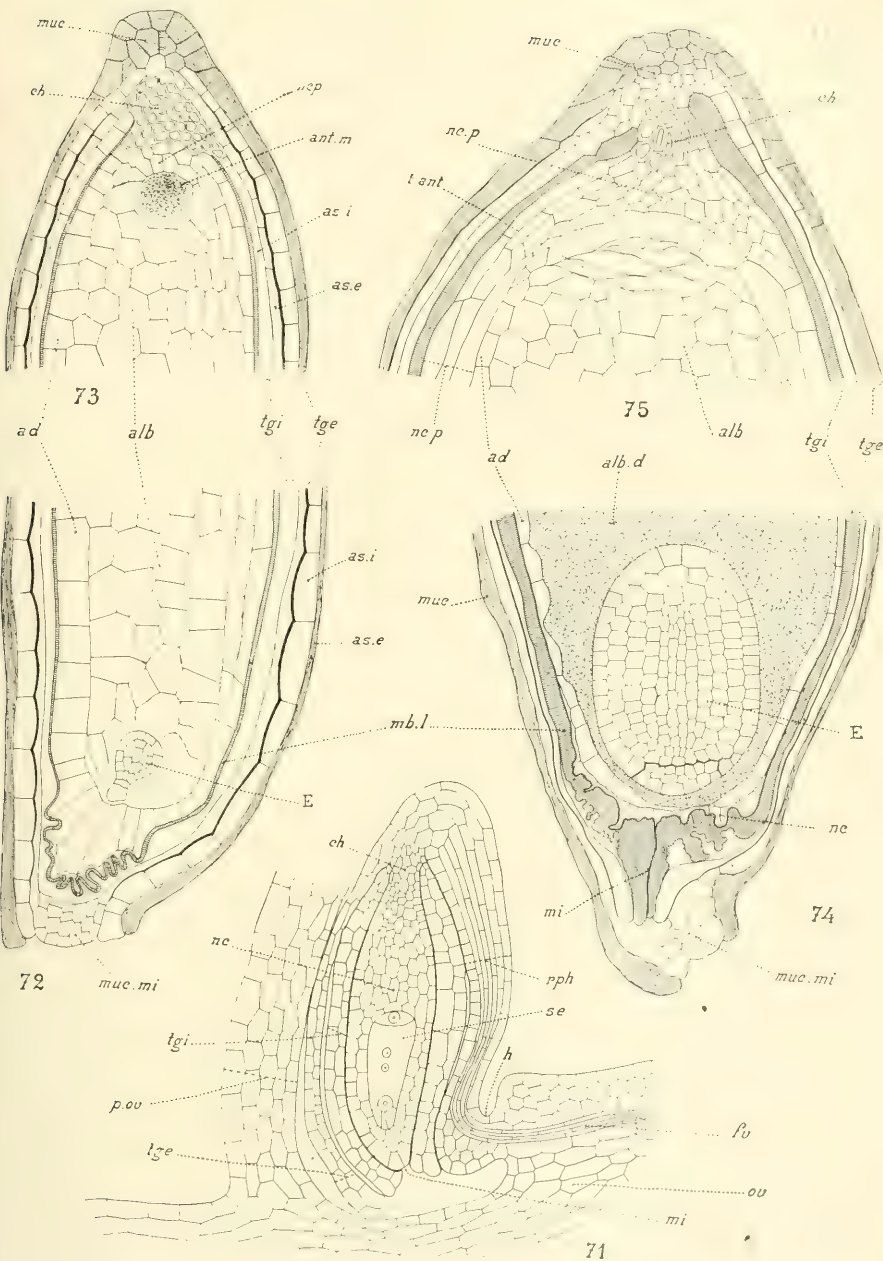
Luzula.




Laurent del.

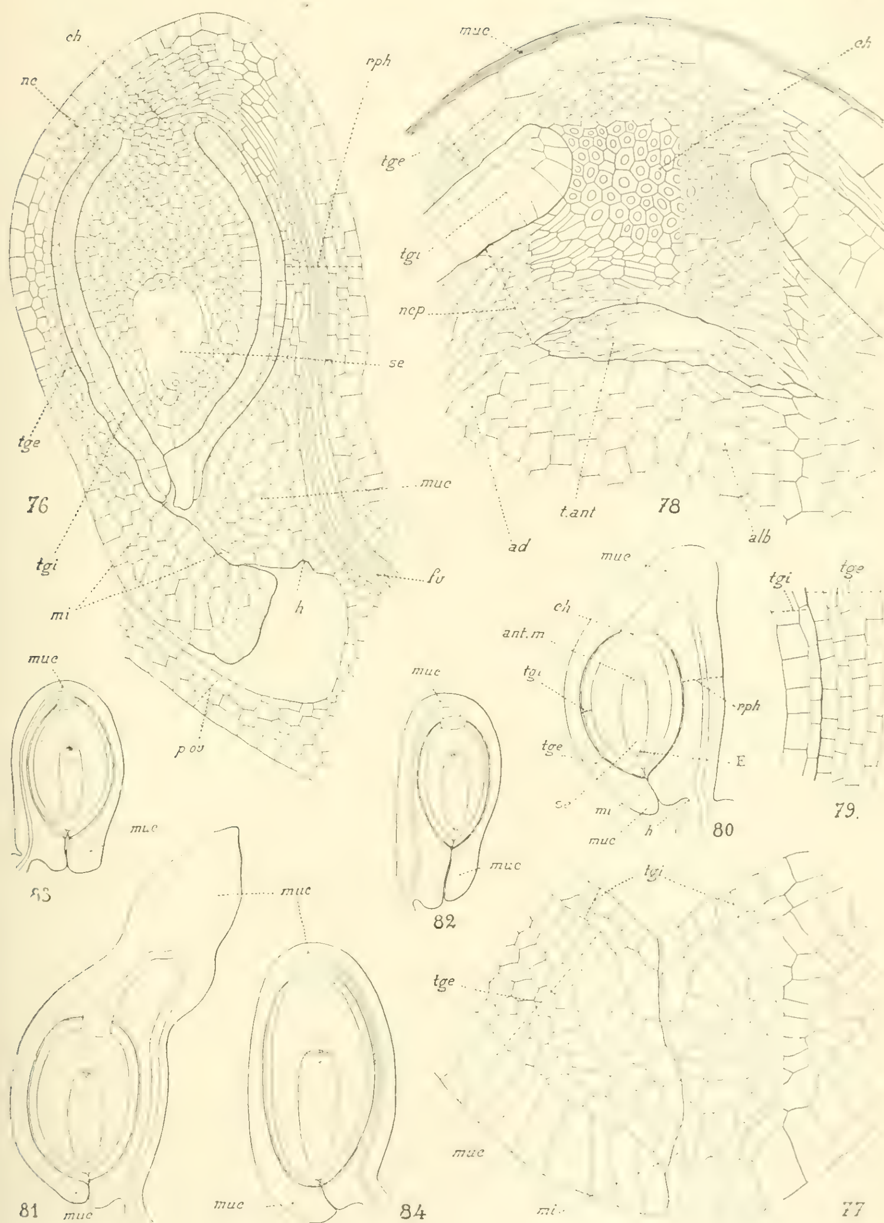
J. Poinsot

Juncus (57 à 60) — Luzula (61 à 70).



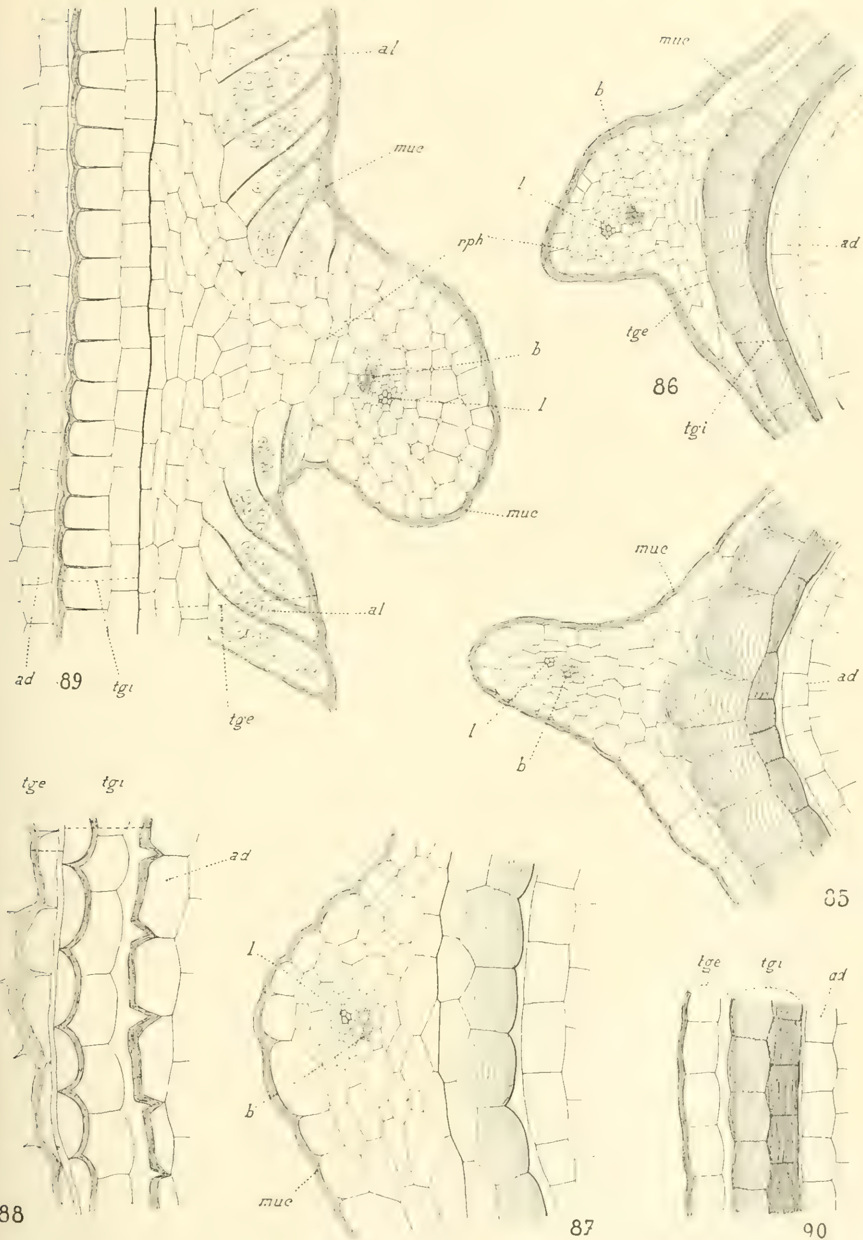

Laurent del. J. Poinsot sc.

Juncus.



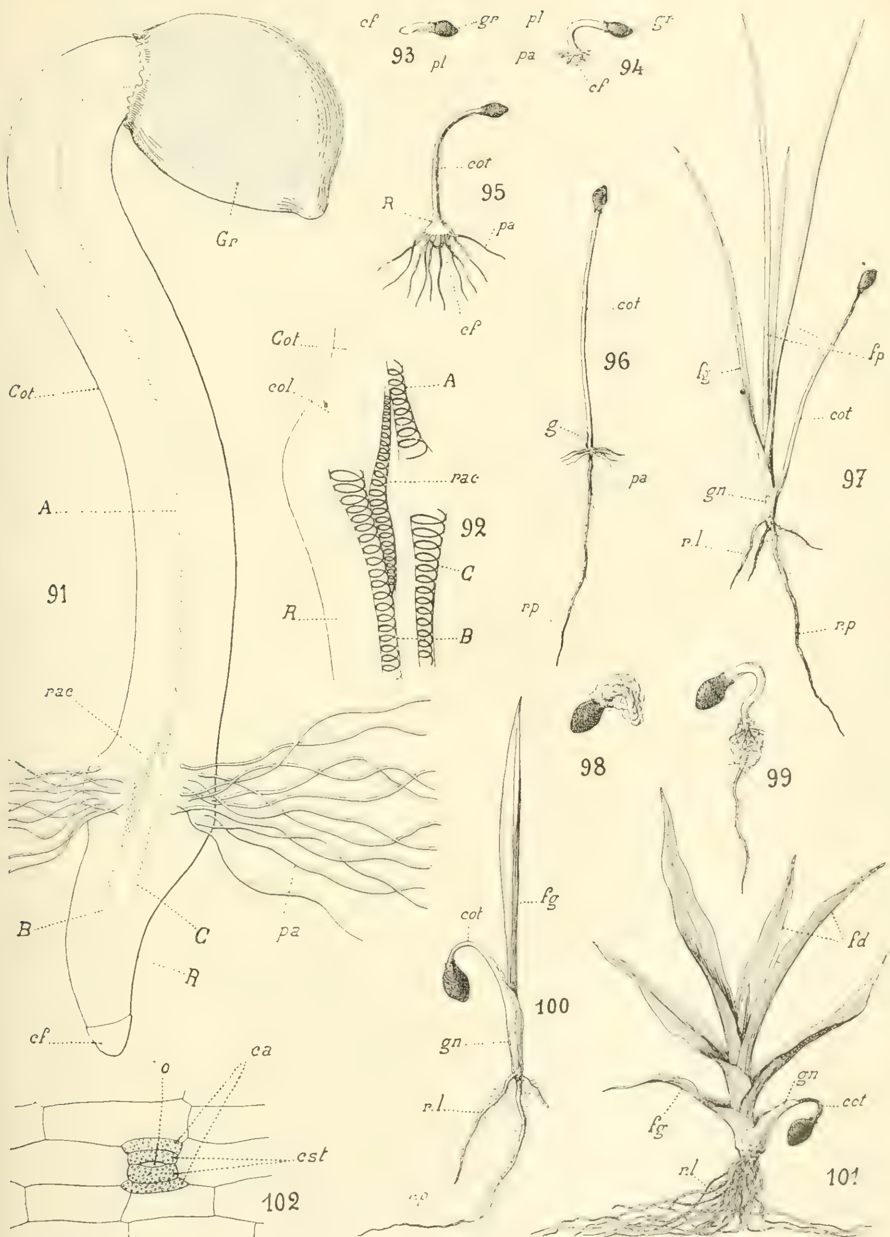

Laurent del. J. Poinsot sc.

Luzula.




Laurent del. J. Poinsot sc.

Juncus (85, 86 et 90) — Luzula (87 88 et 89).




Juncus (91 à 97) — Luzula (98 à 102).

# TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER



# TABLE DES PLANCHES

ET DES FIGURES DANS LE TEXTE CONTENUES DANS CE CAHIER



5974-99 — Corbeil. Imprimerie Ed. Crété.

80e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE. T. XIX. Nos 4 à 6.

# ANNALES

DES

# SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

# BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XIX. — Nos 4 à 6.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
**120, Boulevard Saint-Germain**

1904

Paris, 30 fr. — Départements et Étranger, 32 fr.
Ce cahier a été publié en juillet 1904.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

*Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles*

HUITIÈME SÉRIE

## BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XIX sont complets.

## ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XVIII sont complets.

*Prix de l'abonnement à 2 volumes :*

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

## ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .......... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles.*

### Prix des collections.

| | | |
|---|---|---|
| PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol. | | (*Rare*) |
| DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| TROISIÈME SÉRIE (1844-1853). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| CINQUIÈME SÉRIE (1864-1874). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| SIXIÈME SÉRIE (1875 à 1884). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894). | Chaque partie 20 vol. | 300 fr. |
| GÉOLOGIE, 22 volumes. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . | | 330 fr. |

Le tégument externe ne s'est pas développé à la chalaze ; le mucilage est plus abondant au micropyle.

Fig. 84. — Dans *L. pediformis*, le mucilage est moins abondant ; le faisceau vasculaire s'est rapproché du tégument interne.

## PLANCHE VII

Fig. 85. — Coupe transversale à travers le raphé et proche du micropyle dans *Juncus squarrosus* ; on distingue nettement le bois et le liber du faisceau vasculaire. Les deux assises très inégales du tégument interne commencent à s'épaissir. G = 300.

Fig. 86. — La même coupe près de la chalaze. Le raphé est plus large, les vaisseaux libériens et ligneux plus nombreux. Le tégument interne est plus réduit.

Fig. 87. — Coupe à travers le raphé de *Luzula campestris*; le faisceau est médian et très réduit ; on remarque, à l'opposé de ce qu'on a vu dans *J. squarrosus*, l'épaisseur considérable de l'assise interne du tégument interne. G = 300.

Fig. 88. — Coupe transversale dans la paroi d'un ovule de *L. campestris* en dehors du raphé. La paroi adjacente à l'assise digestive s'épaissit fortement. Le tégument externe est en partie détruit. G = 300.

Fig. 89. — Coupe transversale dans le raphé de *L. Forsteri*. Il est beaucoup plus épais que dans *L. campestris*. Les éléments du cordon vasculaire sont plus nombreux ; ils sont placés près de l'épiderme. Ce dernier renferme des cellules petites et étroites qui, sur les côtés, en dehors du raphé, s'allongent énormément. Elles possèdent d'abondantes réserves. Le mucilage se développe à partir de la paroi externe. G = 300.

Fig. 90. — Coupe transversale dans les téguments du *J. squarrosus* en dehors du raphé. Les deux assises du tégument interne ont presque la même épaisseur. G = 300.

## PLANCHE VIII

*Germ ination.*

Fig. 91. — Plantule de *Juncus glaucus* âgée de deux jours et vue par transparence. On distingue à l'intérieur du cotylédon le premier vaisseau spiralé A et à l'intérieur de la racine deux vaisseaux semblables B et C. Ils se terminent tous au niveau des poils absorbants ; un vaisseau intermédiaire, *rac*, relie le vaisseau A du cotylédon avec un vaisseau B de la racine. G = 350.

Fig. 92. — Raccord des vaisseaux de la figure précédente à un fort grossissement.

Fig. 93. — Premier jour de la germination. La plantule sort de la graine. G = 70.

Fig. 94. — La radicule s'enfonce dans le milieu de culture ; sortie des premiers poils absorbants. G = 70.

Fig. 95. — Le cotylédon se redresse et soulève la graine ; les poils absorbants forment une collerette à l'extrémité supérieure de la racine courte et renflée. G = 70.

Fig. 96. — La racine primaire s'est allongée et est devenue très mince; elle se couvre de nouveaux poils absorbants plus courts que les premiers. Le cotylédon s'élève verticalement; à sa base, la gemmule ne fait qu'apparaître dans une gaine étroite. G = 8.

Fig. 97. — Plantule de *J. glaucus* âgée de deux mois. La racine primaire se détruit à son extrémité. Elle sera remplacée par des racines latérales qui se développent de bas en haut. Le collier de poils absorbants a disparu. Le cotylédon se résorbe également, à partir de la graine dont les réserves ne sont plus nécessaires. Les premières feuilles sont aplaties; elles disparaîtront successivement à partir de la feuille gemmaire. G = 8.

Fig. 98. — Plantule de *Luzula vernalis*. La radicule à sa sortie du micropyle entraîne le mucilage qui renferme encore des réserves. G = 8.

Fig. 99. — La racine primaire s'allonge rapidement; le cotylédon demeure plus court et la graine est à peine soulevée. G = 8.

Fig. 100. — Plantule de trente jours; les racines latérales apparaissent; la gemmule s'est développée; elle est enveloppée à sa base par une large gaine du cotylédon; celui-ci est ployé à son extrémité sous le poids de la graine. G = 6.

Fig. 101. — Plante âgée de six mois; on remarque les nombreuses racines latérales; le cotylédon, en partie desséché, n'a pas encore disparu. Les premières feuilles ne se distinguent pas des feuilles adultes. G = 2.

Fig. 102. — Stomate dans l'épiderme d'une première feuille de *Juncus*. G = 200.

SUR LE RÔLE

DE

# L'OXALATE DE CALCIUM

## DANS LA NUTRITION DES VÉGÉTAUX

**Par Maxime AMAR.**

---

## INTRODUCTION

Le rôle de l'oxalate de calcium a donné lieu à de nombreux travaux, et les opinions contradictoires des auteurs, en laissant le champ libre à de nouvelles recherches, rendent assez difficile la tâche de préciser définitivement ce rôle ; et si dans le présent travail j'espère avoir contribué quelque peu à éclairer la question, je me garderai bien de prétendre l'avoir tranchée, tant s'en faut.

Je passerai assez rapidement en revue les différents travaux des principaux auteurs, que cette question a pu intéresser.

A la suite d'expériences sur le *Cratægus Oxyacantha*, Aë considère l'oxalate de calcium comme un produit de réserve.

Il admet qu'à l'automne, l'oxalate de calcium des feuilles mortes est transporté dans les branches, et qu'au prin-

temps suivant, il se produit un retour de cet oxalate dans les jeunes feuilles où il se dissoudrait pour être employé comme aliment.

Wehmer (1) a repris à ce sujet les expériences d'Aë sur la même plante, et, contrairement aux conclusions de ce dernier, émet l'opinion que les feuilles d'automne en tombant entraînent avec elles tout l'oxalate de calcium qu'elles renferment. Les branches mortes, les parties exfoliées par formation de liège, en contiennent une grande quantité ; les rameaux vieux en présentent une accumulation persistante. L'oxalate de calcium se comporte donc comme un produit d'excrétion. Il indique en outre, que, dans les bourgeons, son mode d'apparition et son abondance rendent vraisemblable sa formation à l'endroit même où on l'observe. En étudiant, dans le courant de ce travail, la répartition de l'oxalate de calcium dans les différents organes de la plante, nous verrons ce que l'on peut penser de l'accumulation, dans les bourgeons, de tant de cristaux.

Au mois d'octobre l'oxalate remplit la moelle et l'écorce de ces organes et sa quantité continue à s'accroître jusqu'au début de l'hiver où sa formation cesse. Au début du printemps de l'année suivante, cette quantité est à peu près la même qu'en décembre ; et vers la fin d'avril, du nouvel oxalate commence à faire apparition dans les feuilles.

Kohl (2), dans ses expériences, explique la production des formes de cristaux dans les cellules.

Schimper distingue trois sortes d'oxalate de calcium : l'oxalate primaire développé dans les toutes jeunes plantes ou jeunes feuilles ; l'oxalate secondaire dans les feuilles adultes et l'oxalate tertiaire dans les feuilles âgées et jaunissantes, provenant de la destruction de l'oxalate de potasse et des sels de chaux.

(1) Wehmer, *Das Calcium-Oxalat der oberirdischen Theile von Cratæg. Ox. in Herbst und Fruhjar* (Berichte der Deut. bot. Ges., juin 1889).

(2) Kohl, *Anatomische. Untersuchung der Kalksalze und Kieselsaüre in der Pflanzen*. Marburg, 1889.

Il admet que l'oxalate de calcium cheminant de cellule à cellule, se localise suivant un processus de cristallisation par centre d'attraction ; il dit que la formation de ces cristaux dans la tige des plantes herbacées est liée à l'activité du cambium et non à celle des tubes criblés. Il est d'avis que, dans les plantes dépourvues d'oxalate de calcium, l'acide oxalique est remplacé par un autre acide organique qui agit de la même façon pour donner du tartrate de chaux, du carbonate de chaux, ou d'autres sels. Il rappelle que la chaux est inutile pour la formation du protoplasme, et qu'une plante peut se développer pendant un certain temps d'une façon presque normale, dans une solution privée de chaux, et qu'elle meurt empoisonnée par l'oxalate de potasse qui se forme, car la chaux manque pour le décomposer et donner, par exemple, de l'azotate de potasse et de l'oxalate de calcium. La chaux ne servirait donc, d'après lui, qu'à véhiculer l'azotate pour former de l'azotate de potasse. Alberto Alberti (1) arrive aux mêmes conclusions que Schimper.

Tandis que Schimper admet avec Aë que l'oxalate de calcium voyage à travers les tissus avec la même facilité que les hydrates de carbone, Monteverde (2) n'est pas du même avis : il expérimente sur une jeune plantule de Pois ; il en fait pénétrer le sommet dans une caisse noire et l'y laisse se développer jusqu'au moment où elle est assez allongée pour apparaître du côté opposé. Il constate alors, à l'observation histologique, que les parties éclairées sont très riches en oxalate, tandis que les entre-nœuds et les feuilles développées à l'obscurité ne contiennent presque pas de cristaux. Il en déduit que l'oxalate n'émigre pas des parties éclairées vers les parties obscures.

Au contraire de Schimper et Aë qui admettent que l'oxa-

(1) Alberto Alberti, Bolletino della Societa italiana dei Microscopisti, année I, vol. I.

(2) Monteverde, *L'oxalate de calcium et l'oxalate de magnésie dans la plante* (en russe), Saint-Pétersbourg (Analysé dans *Botanische Centralblatt*, XLIII).

late contenu dans certaines feuilles diminue pendant l'été, Monteverde avec Wehmer ne l'admet pas : il dépouille de la moitié de leurs feuilles adultes, des rameaux de *Symphoricarpus racemosa*, laissant l'autre moitié deux mois encore sur la plante : il constate en effet, au bout de ce temps, que cette dernière moitié renferme plus d'oxalate que l'autre ; le nombre des cristaux a donc augmenté et non diminué.

Étudiant aussi l'influence de la lumière sur la formation de l'oxalate de calcium, Monteverde trouve qu'il s'en produit moins abondamment à l'obscurité qu'à la lumière et même moins à une lumière faible qu'à la lumière normale. Il en déduit que la production d'oxalate de calcium exige une lumière d'une certaine intensité et qu'elle dépend directement de la lumière ; il admet par suite que l'assimilation aurait aussi une petite influence ; tout en faisant cependant exception pour le *Pelargonium zonale* qui produit autant d'oxalate dans les feuilles soustraites à l'assimilation, que dans les feuilles pouvant décomposer l'acide carbonique. Monteverde attribue cette exception à ce que, dans cette plante les entre-nœuds sont gros et courts; ce qui permettrait le cheminement plus fort des hydrates de carbone d'une feuille à l'autre.

La quantité de chaux que renferme le substratum influe sur la production de l'oxalate de calcium, mais seulement jusqu'à une certaine limite, vite atteinte à l'obscurité.

Comme Schimper, Monteverde distingue trois sortes d'oxalate, dont les deux premiers sont assez difficiles à séparer.

Palladine et Kohl (1), avec d'autres auteurs, admettent que l'oxalate de calcium se forme pendant la synthèse des albuminoïdes, avec le concours des amides et des hydrates de carbone. Kohl admet de plus, avec Schimper, la migration de l'oxalate de calcium, qui serait dissous par un dis-

(1) Kohl, *Ueber die physiologische Bedeutung des Kalkoxalats in den Pflanzen* (Bot. Cent., XIV).

solvant particulier (et M. Wahrlich pense que ce dissolvant serait l'acide oxalique).

Wehmer nie encore cette migration, en obtenant sur le *Symphoricarpus racemosa* les mêmes résultats que sur *Cratœgus Oxyacantha* :

Au printemps, pendant le premier accroissement très lent des jeunes bourgeons, il ne se forme pas de cristaux ; et ceux qui s'y trouvaient déjà formés l'année précédente ne se transforment pas ; la production de l'oxalate ne commence qu'au moment où l'accroissement s'accélère, dans la région apicale d'abord où elle est très intense, puis vers la base où l'oxalate n'apparaît que le long des faisceaux. Quand la pousse a atteint son allongement définitif, la plus grande partie de l'oxalate qui s'y trouvera à l'automne est déjà produite, et il n'y en a plus dans la suite qu'un dépôt très faible.

En même temps qu'il se dépose dans les rameaux en voie de croissance, l'oxalate apparaît dans les bourgeons qui se forment à cette époque pour donner l'année suivante les nouvelles pousses ; et sa production s'arrête en même temps que dans les rameaux. Il y a donc, pendant le développement d'une branche, deux fois formation d'oxalate : d'abord au moment où apparaît le bourgeon, ensuite, l'année suivante, quand le bourgeon se développe en une nouvelle pousse ; et ces deux moments se correspondent dans les deux années. Wehmer dit en outre qu'il est difficile d'expliquer pourquoi l'oxalate de calcium ne se forme qu'à cette époque, et il n'admet pas, comme Schimper, de dépendance entre la formation d'oxalate et l'éclairement.

Enfin cet auteur constate que les nitrates manquant dans la première période de croissance de la pousse, n'apparaissent qu'ensuite, en même temps que le dépôt d'oxalate (le contraire de ce qui a lieu pour l'amidon).

Wehmer (1) a aussi examiné les conditions et les consé-

(1) Wehmer, *Entstehung und physiologische Bedeutung der Oxalsaüre im Stoffwechsel einiger Pilze* (Bot. Zeitung, 1891). — *Ueber den Einfluss der Tem-*

quences de l'acide oxalique chez les Champignons. Il constate dans ses cultures que l'acide oxalique formé a toujours été en rapport, surtout avec la quantité des bases contenues dans la solution nourricière. De là à dire que l'augmentation dans la plante de la formation de l'acide oxalique est provoquée par l'augmentation des bases absorbées, il n'y a qu'un pas. D'ailleurs, dans un autre travail ce même auteur (1) ne pense pas d'une façon absolue que la plante à chlorophylle absorbe de la chaux pour neutraliser l'acide oxalique qui libre serait un poison, puisque d'après ses observations, la présence d'une base active la formation de l'acide oxalique. Pour lui, il est tout aussi permis d'attribuer à la présence de la chaux la production de l'acide, que de considérer l'acide comme la cause de l'absorption de la chaux. Il suppose que la chaux serait utile par elle-même, et probablement la condition nécessaire d'un développement normal de la plante, tout au moins pour aider aux transformations chimiques du milieu cellulaire. (Il sera utile de rappeler cette manière de voir au moment de déduire les conclusions de nos expériences.)

Enfin et contrairement à l'opinion de Schimper, Wehmer admet toujours que l'oxalate de calcium une fois déposé dans les tissus ne se redissout plus et reste indéfiniment sans être employé à l'endroit où il s'est formé.

Avec M. Kraus (2) nous revenons à l'opinion de Schimper. En effet, cet auteur considère que l'oxalate de calcium accumulé dans l'écorce d'arbres et arbustes est une matière de réserve. Il a dosé l'oxalate des rameaux en hiver et au printemps : il fait ressortir que, d'après ses expériences faites sur le Groseiller, l'Églantier, le Pommier,

*peratur auf die Entstehung freier Oxalsaüre*... etc. (Berichte der deutschen bot. Ges., 1891). — *Ueber Oxalsaüre*... etc. (Justus Liebig's Annalen der Chemie, 1892). — *Zur Zerstehung der Oxalsaüre*... etc. (Berichte der deuts. Bot. Ges., 1891).

(1) Wehmer, *Zur Physiologie der Kakteen* (Monatsschrift für Kakteenkunde. Berlin, 1892).

(2) Kraus, *Ueber Calcium-Oxalat*... etc. (Bot. Cent., XLIX).

pendant le développement printanier des bourgeons, une partie de l'oxalate déposée dans l'écorce au cours de l'année précédente, se redissout pour émigrer vers les autres parties de la plante ; il prétend que ce sel est lentement soluble dans les acides végétaux ordinaires et même dans leurs sels ; que le contenu cellulaire des cellules cristalligènes mortes, ayant comme le suc cellulaire une réaction faiblement acide et ce liquide n'étant pas en repos, mais soumis à des déplacements plus ou moins rapides, il serait par suite très possible que les cristaux d'oxalate contenus dans un courant liquide toujours renouvelé, se dissolvent. Ce fait ne serait pas, d'après lui, particulier à l'oxalate de l'écorce et se produirait pour l'oxalate des rhizomes et des autres organes analogues, lorsque les bourgeons s'épanouissent.

M. Wahrlich (1) tend à confirmer ces observations. Il aurait observé dans les cotylédons du Lupin des cristaux d'oxalate corrodés, à l'obscurité et à la lumière, sur un sol dépourvu ou non de chaux. Il aurait constaté une dissolution de ce même sel chez des *Tradescantia discolor* et *Bryophyllum calicinum* développés sur une terre sans chaux, surtout pour les cristaux isolés, les raphides restant intacts ; et le principal agent de dissolution serait l'acide oxalique.

M. Borodine (2) a étudié la répartition de l'oxalate de calcium chez 916 espèces des environs de Moscou. Il distingue l'oxalate qui se dépose dans les cellules spéciales, qu'il appelle oxalate localisé, de celui que l'on rencontre dans toute l'étendue d'un tissu et qu'il appelle oxalate diffus. Cet oxalate diffus se trouve aussi bien dans l'épiderme que dans le mésophylle, surtout dans le parenchyme en palissade. Il est d'autant plus abondant qu'il est plus près de la face ventrale de la feuille ; on en trouve plus dans l'épi-

(1) Wahrlich, *Ueber Calcium-Oxalat in der Pflanzen* (Inaug. Dissert., Marburg, 1892).

(2) Borodine, *Sur le dépôt d'oxalate de calcium dans les feuilles* (Trav. de la Soc. des Natur. de Saint-Pétersbourg, 1899 ; en russe).

derme supérieur que dans l'épiderme inférieur qui en est souvent dépourvu. Il dit en outre que sa production dépend beaucoup de la lumière.

Sur 916 espèces étudiées, cet auteur en trouve 328 à oxalate localisé, 40 à oxalate diffus et 548 dépourvues de cristaux, du moins dans les feuilles, et il en déduit que le dépôt diffus est relativement rare. Il serait surtout fréquent chez les Labiées, ensuite chez les Gentianées et les Convolvulacées.

M. Poirault (1), dans ses recherches sur les Cryptogames vasculaires, dit que l'oxalate diffus est la forme habituelle chez ces plantes ; et que les tissus cristalligènes sont l'épiderme (excepté les cellules stomatiques), et le tissu cortical de la tige (quelquefois de la racine) ; il n'y en a jamais en dedans de l'endoderme).

Karl Muller a étudié l'origine de l'incrustation des membranes par l'oxalate de calcium.

Enfin et pour terminer cette énumération des différentes opinions sur l'oxalate de calcium, M. Groom (2), avec Böhm et Schimper, admet que le rôle principal de l'oxalate de calcium serait de neutraliser l'acide oxalique toxique pour la plante ; sans chaux, dit-il, il y a ralentissement du phénomène d'assimilation par accumulation d'oxalate de potasse qui nuit à l'amylase. La chaux servirait donc à neutraliser l'acide oxalique en permettant la formation d'oxalate de calcium.

Retenons cette conclusion ; nous verrons dans ce travail ce qu'il sera permis d'en penser.

L'étude histologique d'un grand nombre de plantes permet donc de constater la présence dans tous les organes de cristaux d'oxalate de calcium.

Avant de rechercher si ces cristaux contituent un produit de réserve ou un produit d'excrétion, ne convient-il pas tout d'abord de se demander si l'observation approfondie de la

(1) Poirault, *Recherches sur les Crypt. vasc.* (Ann. des Sc. nat., 1894).
(2) Groom, Ann. of Botany, X, 1896, n° 37, p. 91.

répartition de ces cristaux dans les différents organes de la plante, ne serait pas d'une précieuse indication.

Qu'il s'en produise à différents âges de la vie de la plante, à diverses époques de l'année, sous forme d'oxalate primaire, secondaire et tertiaire, ou d'oxalate localisé et diffus, ces cristaux se forment-ils indifféremment dans tous les organes de la plante ?

Autrement dit, la répartition de ces cristaux, aussi bien au point de vue de leur localisation que du processus de leur formation, ne dépend-elle pas des fonctions et de la structure anatomique des organes de la plante?

C'est ce qui fera l'objet du premier chapitre de ce travail. Dans le deuxième, j'indiquerai comment par l'expérimentation et l'observation histologique, j'ai été amené à considérer les cristaux d'oxalate de calcium comme un produit d'excrétion et la possibilité d'obtenir des plantes entièrement dépourvues de ces cristaux.

Dans le troisième et dernier chapitre, j'essaierai de faire voir, à la suite des résultats d'expériences, quelle est la raison utile de la formation des cristaux, quel semble logiquement être le rôle de ces cristaux dans la nutrition de la plante.

## CHAPITRE PREMIER

### DE LA RÉPARTITION DE L'OXALATE DE CALCIUM DANS LES DIFFÉRENTS ORGANES DE LA PLANTE

Dans cette étude je choisirai particulièrement les Caryophyllées comme exemple, car elles présentent toutes de l'oxalate de calcium sous la forme de cristaux en mâcles, surtout dans les feuilles et dans la tige.

Je me réserverai toutefois de dire quelques mots du *Begonia* parmi les autres plantes étudiées appartenant à d'autres familles, uniquement afin de pouvoir, par la suite, faire ressortir la relation qui existe pour cette plante, entre la structure anatomique et la localisation des cristaux d'une part, et les résultats expérimentaux obtenus, d'autre part.

Pour la description plus détaillée de la répartition des cristaux d'oxalate de calcium, je prendrai parmi les Caryophyllées, trois espèces qui me serviront de types, et à chacune desquelles on peut ramener toutes les autres. Le premier type me sera fourni par l'espèce : *Tunica saxifraga*; dans cette plante, ni la racine dans toutes ses parties, ni le tissu médullaire de la tige ne renferment de cristaux. Le deuxième type, par *Dianthus Carthusianorum*; ici, seule la racine est dépourvue de cristaux, tandis que la tige en contient même dans la moelle.

L'espèce *Saponaria officinalis* nous donnera le troisième type : tous les organes renferment des mâcles d'oxalate de calcium.

#### PREMIER TYPE.

#### I. — **Tunica saxifraga.**

*Racine*. — La racine, qui de bonne heure exfolie son écorce par le développement de tissus secondaires, ne con-

tient pas d'oxalate de calcium, même lorsqu'elle est très jeune et avant l'exfoliation complète de son écorce.

*Tige.* — Une coupe transversale d'un entre-nœud, pratiquée un peu au-dessous du nœud, présente la structure suivante (fig. 1) : une assise épidermique à poils très courts bicellulaires et cuticule épaisse ; une écorce parenchymateuse, limitée intérieurement par un endoderme très net, à cellules ovales dont plusieurs renferment de grosses mâcles ; les rares cellules de l'écorce proprement dite qui contiennent des cristaux, sont très voisines de l'endoderme, accolées même à cet endoderme.

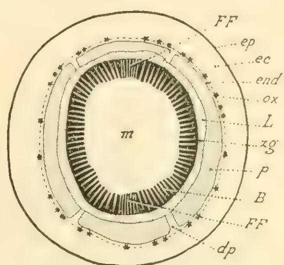


Fig. 1. — *Tunica saxifraga.* — Coupe à travers l'entre-nœud, un peu au-dessous du nœud (schématique) : *ép*, épiderme ; *éc*, écorce ; *end*, endoderme ; *ox*, oxalate de calcium ; *p*, péricycle ; *dp*, discontinuité du péricycle ; L, liber ; B, bois ; *zg*, zone génératrice ; FF, zones du bois qui donneront plus haut les faisceaux foliaires ; *m*, moelle.

Au-dessous de la dernière assise corticale, un péricycle assez développé, et dont les cellules externes sont plus sclérifiées que les cellules internes ; la sclérification disparaît même dans la dernière assise adossée au liber.

Dans ce péricycle, on peut distinguer deux îlots de cellules diamétralement opposés et séparés du reste par du tissu parenchymateux (1) (d p), occasionnant la discontinuité du péricycle et dessinant déjà nettement les régions où se différencieront plus haut dans le nœud, les faisceaux vasculaires foliaires ; à l'intérieur, un anneau vasculaire à liber externe et bois interne séparés par une zone génératrice. Cet anneau vasculaire de forme arrondie au milieu de l'entre-nœud prend une forme ovale près du nœud, et les deux extrémités de son grand diamètre correspondent exactement aux deux îlots péricycliques.

Dans ces deux régions de l'anneau vasculaire, le bois

(1) Il est utile de faire remarquer cette particularité de structure, qui permet une circulation plus facile du liber à l'écorce.

présente des vaisseaux moins lignifiés, un peu moins nombreux et de diamètre plus petit (FF).

Enfin à l'intérieur, le tissu médullaire, totalement dépourvu d'oxalate de calcium.

Les coupes suivantes (fig. 2), plus rapprochées du nœud, ont une forme allongée dans le sens des deux îlots péricy-

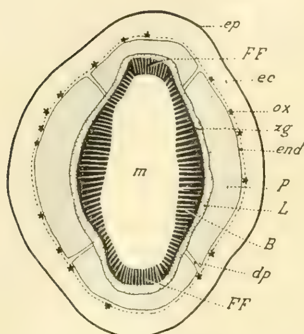



Fig. 2. — *Tunica saxifraga*. — Coupe schématique à travers l'entre-nœud et très rapprochée du nœud : *ép*, épiderme ; *éc*, écorce ; *ox*, oxalate de calcium ; *end*, endoderme ; *p*, péricycle ; *dp*, discontinuité du péricycle ; L, liber ; B, bois ; *zg*, zone génératrice ; FF, faisceaux foliaires ; *m*, moelle.

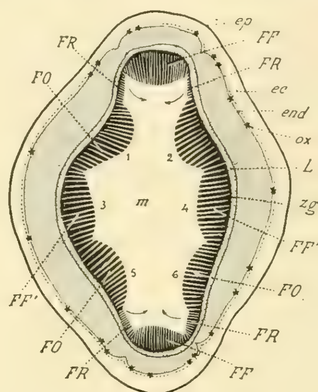



Fig. 3. — *Tunica saxifraga*. — Première coupe (schématique) à travers le nœud : FF, faisceaux foliaires ; FF', faisceaux foliaires du nœud supérieur suivant ; FR, faisceaux de raccord ; FO, faisceaux caulaires ordinaires (quant aux autres lettres, même légende que pour les figures 1 et 2).

cliques, et cet allongement s'accentue de plus en plus, à mesure que l'on se rapproche de la zone d'insertion des feuilles.

L'épiderme ne varie pas ; l'écorce réduit le nombre des assises de ses cellules et devient moins épaisse ; par contre, le tissu péricyclique se développe davantage, pour constituer un anneau plus épais, sauf dans les régions des îlots adossés aux futurs faisceaux vasculaires foliaires et où les cellules sont cependant plus sclérifiées (fig. 2 et suivantes).

Les faisceaux foliaires tendent de plus en plus à se séparer de l'anneau vasculaire.

Dans les coupes suivantes (fig. 3), la sclérification des

cellules péricycliques a presque totalement disparu, sauf au dos des faisceaux foliaires où elle est toujours très nette.

Les faisceaux foliaires se différencient de plus en plus de la couronne vasculaire, qui, elle, présente maintenant six autres faisceaux assez distincts les uns des autres et dont les deux (F′ F′), situés aux extrémités du petit diamètre, sont constitués par des vaisseaux à lumière très étroite et les quatre autres par des vaisseaux plus larges (F O).

Les deux premiers faisceaux (F F′) correspondent exactement aux deux régions de la couronne vasculaire, qui donneront les deux faisceaux foliaires du nœud supérieur suivant.

Il se produit bientôt (fig. 4) un étranglement qui a reconstitué l'anneau vasculaire complet, tout en délimitant nettement en dehors de celui-ci les deux faisceaux foliaires ; ces derniers sont cependant reliés à l'anneau central par du tissu vasculaire (F R) développé probablement aux dépens de la zone génératrice et à mesure que les faisceaux foliaires se sont différenciés.

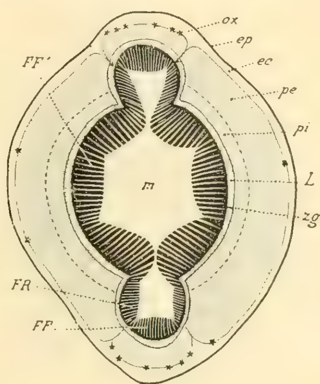


Fig. 4. — *Tunica saxifraga.* — Deuxième coupe (schématique) à travers le nœud : *pe*, zone externe péricyclique ; *pi*, zone interne péricyclique : *ox*, oxalate de Ca ; FF, faisceaux foliaires ; FR, tissu de raccord ; *zg*, zone génératrice.

Ces dernières coupes (fig. 3 et 4) montrent que l'écorce est très réduite, le péricycle très développé ; l'endoderme est un peu moins net, mais présente néanmoins quelques grosses mâcles d'oxalate de calcium qu'il faut remarquer beaucoup plus abondantes au dos des faisceaux foliaires (fig. 4).

Déjà dans le tissu péricyclique commencent à se différencier deux zones : l'une externe plus épaisse (*p.e.*), peu ou point sclérifiée, l'autre interne, moins épaisse (*p.i.*), qui reconstitueront, plus haut au-dessus du nœud, la première l'écorce, la deuxième le péricycle de la tige, dans l'entre-

nœud supérieur suivant, quand la gaine foliaire sera différenciée (fig. 4 et suiv.).

Dans la coupe suivante (fig. 5) les faisceaux foliaires sont complètement différenciés, accompagnés de leur tissu scléreux, prolongements du tissu péricyclique de la tige; ils se sont enclavés dans l'écorce, si bien qu'il y a une déli-

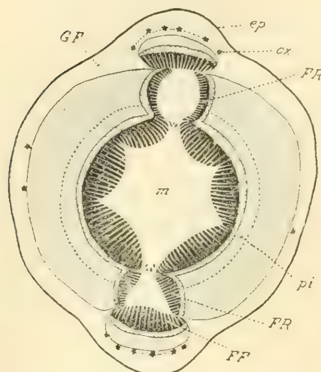



Fig. 5. — *Tunica saxifraga.* — Troisième coupe (schématique) à travers le nœud : GF, base de la gaine foliaire; *ox*, oxalate de Ca; FF, faisceaux foliaires; FR, tissu de raccord; *pi*, péricycle interne; *m*, moelle.

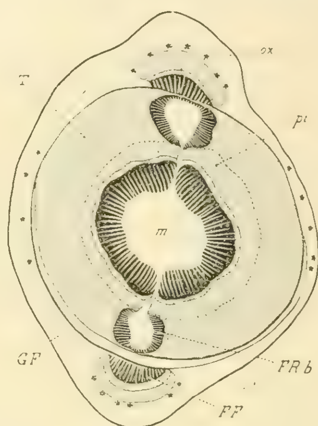



Fig. 6. — *Tunica saxifraga.* — Quatrième coupe (schématique) à travers le nœud : *ox*, oxalate de calcium de la feuille; GF, gaine foliaire; T, tige; FR.*b*, bourgeons provenant du tissu de raccord; FF, faisceaux foliaires.

mitation bien nette, entre l'écorce avec les deux faisceaux foliaires d'une part, et le reste de la tige d'autre part; toute la partie externe n'est pas autre chose que la base de la gaine foliaire (GF), intimement concrescente avec les tissus internes dont l'ensemble constitue la tige proprement dite, (comme je l'indique plus haut dans la description de la figure 4); et c'est dans le prolongement du tissu qui formait tout à l'heure le péricycle, ici non sclérifié et très épais, que se différencient plus haut, dans l'entre-nœud supérieur suivant, extérieurement l'écorce, intérieurement le péricycle (*pi.*).

Cette description un peu détaillée est nécessaire, car

elle montre d'une façon exacte les relations des feuilles et de la tige dans chaque entre-nœud, ainsi que la région où un entre-nœud commence et où l'entre-nœud immédiatement supérieur finit; elle permet ainsi de faire ressortir d'une façon plus frappante, que seule la partie externe ou gaine foliaire renferme de grosses mâcles d'oxalate de calcium, localisées surtout au dos des faisceaux foliaires, tandis que les tissus internes (tige proprement dite, dans la région où l'entre-nœud immédiatement supérieur finit), en sont totalement dépourvus.

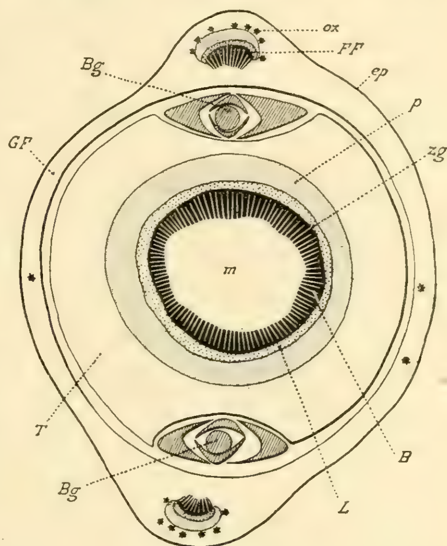



Fig. 7. — *Tunica saxifraga.* — Coupe (schématique) un peu au-dessus du nœud, à travers la gaine foliaire et l'entre-nœud supérieur suivant : GF, gaine foliaire à oxalate de calcium, *ox* : T, tige dépourvue de cristaux ; B*g*, bourgeons ; *p*, péricycle nettement différencié ; L, liber ; B, bois ; *zg*, zone génératrice ; *m*, moelle.

Les cordons de tissu vasculaire (FR) qui raccordaient les faisceaux foliaires à l'anneau vasculaire central, restent en place, entre ces faisceaux et l'anneau central.

Les coupes pratiquées un peu plus haut à travers le nœud (fig. 6 et 7), montrent que la gaine foliaire est complètement différenciée, entourant la tige proprement dite, dans laquelle on peut distinguer une écorce assez épaisse et un péricycle pas encore sclérifié, à cellules plus petites ; ce n'est que plus haut qu'apparaît la sclérification délimitant nettement la région péricyclique, après que s'est différencié un endoderme bien caractérisé, contenant de rares cristaux d'oxalate de calcium provenant des feuilles immédiatement supérieures.

Les tissus vasculaires de raccord (FR), entourant depuis leur apparition des prolongements de la moelle, s'isolent complètement du reste de la tige et vont donner un bourgeon, de chaque côté et à l'aisselle de chacune des deux feuilles (fig. 7).

Dans la couronne vasculaire, les vaisseaux qui ont servi à passer dans la gaine foliaire pour y former les faisceaux foliaires, sont remplacés par des vaisseaux formés aux dépens de la zone génératrice qui les oriente insensiblement vers le centre, comme l'indiquent les flèches des figures 5 et 6.

Il est dès maintenant intéressant de faire remarquer qu'à partir du moment où la gaine foliaire commence à se différencier (fig. 4 et 5), les tissus internes appartenant à la tige proprement dite, ne renferment pas du tout d'oxalate de calcium ; et les cristaux sont exclusivement localisés dans les tissus externes (GF), surtout au dos du liber des faisceaux foliaires; en effet, lorsqu'un peu plus haut, la gaine foliaire est complètement différenciée (fig. 7), il n'y a pas trace d'oxalate de calcium dans la tige et toutes les mâcles sont localisées dans la gaine foliaire ; ce n'est qu'un peu plus haut au-dessus du nœud, que les premiers cristaux apparaissent dans les cellules endodermiques de la tige ; et ils deviennent plus abondants à mesure qu'on se rapproche du nœud, en remontant vers lui, comme je l'indique dans la description de la première coupe.

*Feuille.* — On peut donc présumer de tout ce qui précède, que la feuille doit renfermer de nombreux cristaux. C'est en effet ce que l'on constate à l'observation des coupes pratiquées à travers le pétiole et le limbe de cet organe.

Dans le pétiole (fig. 8) les cristaux, sous forme de grosses mâcles, sont localisés au dos de l'unique faisceau vasculaire, dans l'assise de cellules qui correspond à l'endoderme de la tige ; et à mesure que le pétiole s'élargit pour donner le limbe, les cristaux apparaissent aussi de

chaque côté de la nervure principale, dans le parenchyme avoisinant immédiatement les cellules assimilatrices en palissade (fig. 9 et 10).

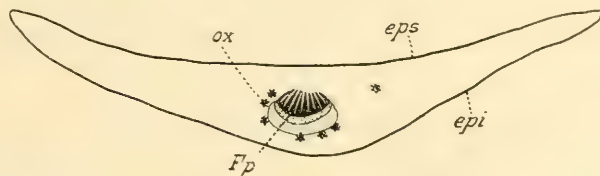



Fig. 8. — *Tunica saxifraga.* — Coupe (schématique) à travers le pétiole : *Fp*, faisceau principal; *éps*, épiderme supérieur; *épi*, épiderme inférieur; *ox*, oxalate de calcium.

Enfin, il n'est pas une seule coupe pratiquée à travers la feuille, tout le long du limbe, qui ne décèle la présence de

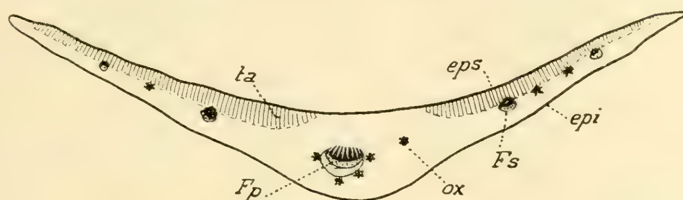



Fig. 9. — *Tunica saxifraga.* — Coupe (schématique) à travers la base du limbe : *Fs*, faisceaux secondaires; *ta*, tissu assimilateur; *ox*, oxalate de calcium.

cristaux abondants localisés d'une façon à peu près générale entre les faisceaux vasculaires, dans l'assise de cellules

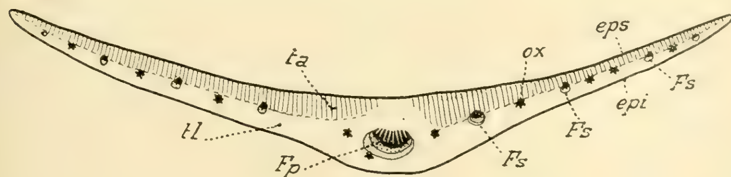



Fig. 10. — *Tunica saxifraga.* — Coupe (schématique) à travers le limbe : *ox*, oxalate de calcium; *Fs*, faisceaux secondaires; *ta*, tissu assimilateur; *tl*, tissu lacuneux.

qui sépare le tissu palissadique du tissu lacuneux (fig. 10). Une feuille tout entière, observée par transparence à un faible grossissement, permet en effet de constater, au milieu

de chacune des petites mailles du réseau formé par la ramification et les anastomoses des nervures, la présence de grosses mâcles d'oxalate de calcium.

DEUXIÈME TYPE.

### II. — Dianthus carthusianorum.

Ce deuxième type diffère du précédent, au point de vue de la répartition des cristaux, par un fait principal : la présence de mâcles d'oxalate de calcium dans le tissu médullaire de la tige ; nous verrons quelle explication il conviendra de donner à la présence de ces cristaux dans cette partie de la tige qui en était dépourvue chez *Tunica saxifraga*. A part ce fait et quelques autres petits détails de structure l'accompagnant, la répartition relative générale des cristaux est la même, quant au processus.

*Racine.* — Des coupes transversales de la racine jeune ou âgée, ne décèlent en aucun point de cet organe la présence d'oxalate.

*Tige.* — Dans la tige, il faut pratiquer des coupes à un niveau relativement assez éloigné au-dessus d'un nœud pour voir apparaître les premières mâcles ; et ces mâcles deviennent de plus en plus nombreuses dans l'entre-nœud, à mesure qu'on se rapproche du nœud supérieur suivant.

Comme nous l'avons fait pour le type *Tunica saxifraga*, nous allons rapidement passer en revue une série de coupes transversales de la tige, d'un entre-nœud quelconque à l'entre-nœud immédiatement supérieur, en passant par la région d'insertion des feuilles ou nœud.

La première coupe (fig. 11) présente une écorce moins épaisse et un péricycle plus abondant que dans *Tunica saxifraga* ; délimitant ces deux tissus, un endoderme très net, dont plusieurs cellules plus grandes que les autres renferment de grosses mâcles d'oxalate de calcium, presque à l'exclusion des autres cellules de l'écorce.

Le péricycle comprend des cellules, petites et très sclérifiées à l'extérieur, passant vers l'intérieur à des cellules plus grandes et de moins en moins lignifiées. Le tissu vasculaire est constitué par une assez mince couche de liber entourant un bois nettement divisé, et plus tôt que dans le

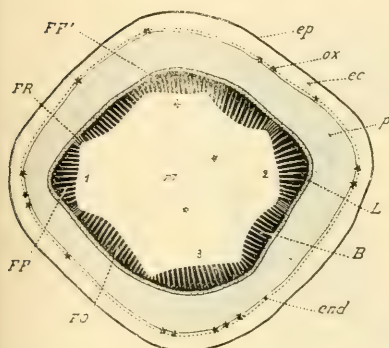



Fig. 11. — *Dianthus carthusianorum.* — Coupe (schématique) à travers l'entre-nœud : *ép*, épiderme ; *éc*, écorce ; *end*, endoderme à cristaux d'oxalate de calcium, *ox* ; *pé*, péricycle ; L, liber ; B, bois ; FF, faisceaux foliaires ; FF', faisceaux foliaires du nœud supérieur suivant ; FO, faisceaux caulaires ordinaires ; *m*, moelle contenant quelques cristaux.

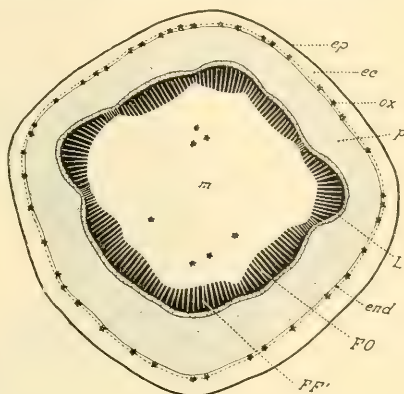



Fig. 12. — *Dianthus carthusianorum* — Coupe (schématique) à travers l'entre-nœud et très voisine du nœud ; les mâcles d'oxalate de calcium sont plus abondantes : *éc*, écorce ; *end*, endoderme à nombreux cristaux, *ox* ; *p*, péricycle ; *m*, moelle.

type précédemment décrit, en huit faisceaux, dont deux (FF) qui constitueront plus haut les faisceaux foliaires ; deux autres diamétralement opposés (FF'), les faisceaux foliaires du nœud suivant, et les quatre derniers (FO) ou faisceaux caulaires ordinaires. Le tissu médullaire contient quelques mâcles, qui deviennent, de même que dans l'endoderme (mais en proportion plus grande pour l'endoderme), plus abondantes dans les coupes suivantes plus rapprochées du nœud (fig. 12). Dans ces coupes (fig. 12 et 13) qui sont de plus grand diamètre que les précédentes, l'écorce est réduite au dos des faisceaux foliaires ; les cellules de l'endoderme qui sont cristalligènes, sont plus nombreuses ; le

péricycle, réduit lui aussi au dos des faisceaux foliaires, est moins teinté dans les autres régions, par les réactifs de la lignine : dans l'anneau vasculaire, les deux faisceaux (F F) qui sont destinés à la gaine foliaire, tendent de plus en plus à s'isoler; la moelle renferme un peu plus de cristaux (fig. 12). Les faisceaux FF′ ont le même aspect, tandis que

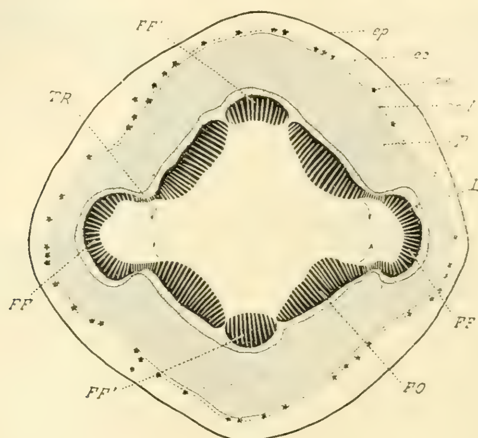



Fig. 13. — *Dianthus carthusianorum.* — Première coupe (schématique) à travers le nœud : FF, faisceaux foliaires; FF′, faisceaux foliaires du nœud supérieur suivant; TR, tissu de raccord; *ox*, oxalate de calcium; la moelle en est dépourvue.

les faisceaux F O semblent proliférer activement à leurs extrémités voisines des faisceaux foliaires (comme l'indiquent les flèches fig. 13 et 14), afin de reconstituer l'anneau vasculaire complet; c'est bien en effet ce qui se produit et que l'on peut suivre dans la série des coupes, dont quelques-unes sont représentées par les figures suivantes. Le tissu (T R) qui raccordait les faisceaux foliaires à l'anneau principal, et qui paraissait précédemment devoir être vasculaire et ligneux, comme dans *Tunica saxifraga*, prend ici le caractère d'un tissu parenchymateux, tout en restant vasculaire; et l'assise génératrice aux dépens de laquelle il s'est formé, semble interrompue à cet endroit : ce tissu de raccord, par sa nature entièrement cellulosique et jeune, permet, ainsi que le montre la série des coupes,

une circulation, ou pour mieux dire, une diffusion plus libre et plus facile de cellule à cellule, et le long de la région nodale, des tissus de la gaine foliaire aux tissus médullaires de la tige ; ce qui semblerait assez logiquement expliquer la présence d'oxalate de calcium dans la moelle,

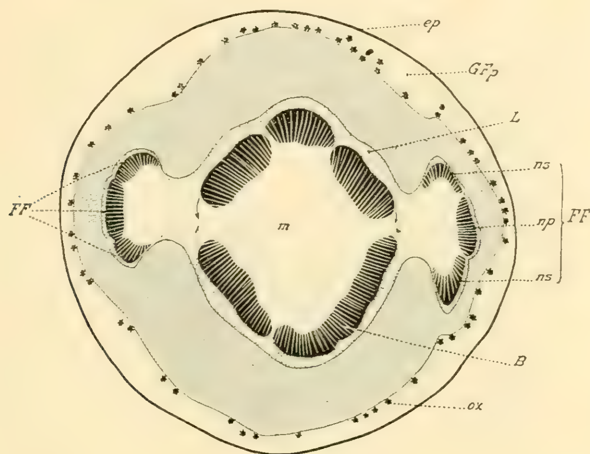



Fig. 14. — *Dianthus carthusianorum.* — Deuxième coupe à travers le nœud : GF*p*, prolongement basilaire de la gaine foliaire, concrescente avec la tige ; *ns*, *np*, nervure principale et nervures secondaires, provenant de la ramification du faisceau foliaire, FF ; *ox*, oxalate de calcium en cristaux de plus en plus nombreux.

tandis qu'il ne s'en formait pas dans le tissu médullaire de *Tunica saxifraga*. Les coupes supérieures suivantes (fig. 14, 15 et suiv.) sont pratiquées à travers la région du nœud, où la base de la gaine foliaire commence à se différencier, tout en faisant corps avec l'extrémité inférieure de l'entre-nœud supérieur suivant. En effet, les faisceaux foliaires sont non seulement entièrement séparés de l'anneau vasculaire, mais encore se divisent déjà chacun pour donner le faisceau vasculaire de la nervure principale (*np*) et deux faisceaux latéraux secondaires des nervures secondaires (*ns*).

Comme on pouvait le prévoir, de nombreuses cellules de l'assise qui correspond à l'endoderme de la tige, sont de

plus en plus gorgées d'oxalate de calcium, sous forme de cristaux mâclés, tandis que les cellules de la moelle en sont totalement dépourvues.

Les coupes représentées par la figure 15 indiquent la présence de cristaux plus nombreux au voisinage des fais-

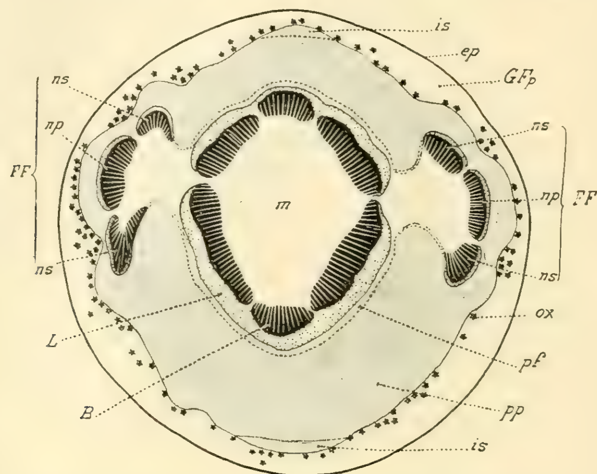



Fig. 15. — *Dianthus carthusianorum.* — Troisième coupe (schématique) à travers le nœud : GF*p*, gaine foliaire concrescente avec la tige ; *is*, îlot scléreux de la gaine foliaire ; *pp*, prolongement du péricycle de la tige ; *pf*, cellules plus petites dont l'ensemble constituera le péricycle de l'entre-nœud supérieur suivant ; *ox*, cristaux d'oxalate de calcium.

céaux ; et ces cristaux tendent à se localiser, non seulement au dos des faisceaux vasculaires, mais encore entre ces faisceaux ; c'est en effet ce qui nous est révélé par l'observation des coupes suivantes représentées par les figures 16, 17 et suivantes.

A partir de la coupe qui nous révèle déjà (fig. 15) deux régions, l'une externe, comme devant donner la gaine foliaire (G F *p*), l'autre interne, appartenant à la tige proment dite, un détail de structure me paraît intéressant à noter.

Vers les deux extrémités du diamètre perpendiculaire au diamètre des deux faisceaux foliaires (F F), le péricycle qui s'est considérablement développé tout en devenant moins

ligneux, tend à détacher deux îlots externes (*is*) qui s'enclaveront dans les tissus de la gaine foliaire, pour en faire partie ; et c'est le prolongement de ce péricycle considérablement accru dans son épaisseur, qui va donner plus haut au-dessus du nœud, extérieurement l'écorce de la tige

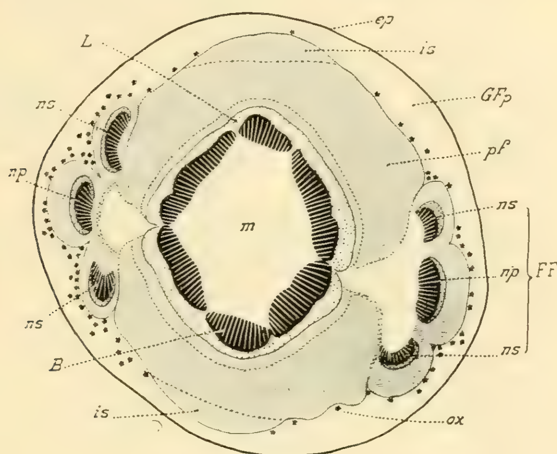



Fig. 16. — *Dianthus carthusianorum.* — Quatrième coupe à travers le nœud. La gaine foliaire GF*p* tend de plus en plus à se différencier du reste de la tige ; les mâcles d'oxalate de calcium sont plus abondantes au voisinage des faisceaux de la gaine foliaire.

et intérieurement des cellules plus petites (*pf*) qui se lignifient peu à peu et qui reconstitueront le péricycle.

A ce niveau (fig. 17 et suiv.), la gaine foliaire est à peu près complètement différenciée et le nombre croissant des faisceaux provenant de la ramification de la nervure principale et des nervures secondaires, lui donne les caractères du limbe foliaire ; aussi la répartition des cristaux se fait-elle comme dans le limbe, au dos des faisceaux et entre les faisceaux. Les tissus internes, dont l'ensemble constitue la tige, ne renferment pas trace d'oxalate ; il en est de même, un peu plus haut, lorsque la gaine foliaire est complètement séparée de la tige. Dans cette région, il n'y a pas de délimitation nette entre l'écorce et le cylindre central : le tissu cortical, qui est le prolongeement du tissu péricy-

clique de l'entre-nœud immédiatement inférieur, est encore légèrement scléreux et commence à présenter de place en place, des régions de cellules parenchymateuses (ZP, fig. 18), qui s'étendent insensiblement à droite et à gauche, vers l'extérieur et vers l'intérieur, en remontant dans l'entre-

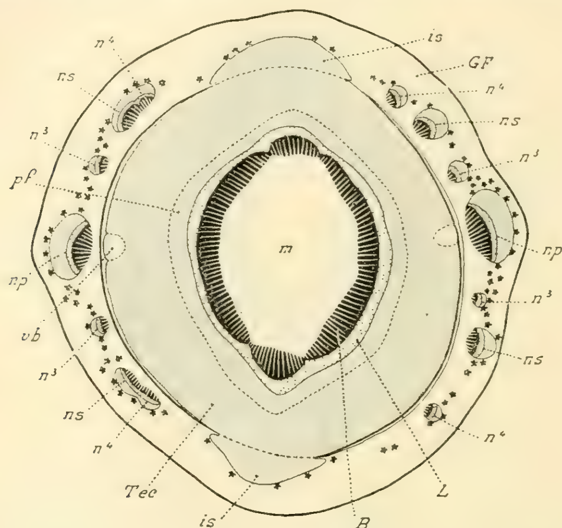



Fig. 17. — *Dianthus carthusianorum.* — Cinquième coupe (schématique) à travers le nœud. La gaine foliaire GF est entièrement constituée et presque séparée de la tige : *vb*, vestige d'un bourgeon ; $n^3$, $n^4$, nervures apparues en troisième et quatrième lieu ; T.*ec*, nouvelle écorce de la tige dans l'entre-nœud immédiatement supérieur.

nœud, jusqu'à envahir toute une couronne qui donnera l'écorce proprement dite, extérieurement jusqu'à l'épiderme et intérieurement jusqu'au péricycle, dont elle se séparera par une assise de cellules, qui prendra seulement un peu plus haut les caractères bien nets de l'endoderme (fig. 19). A ce moment seulement, commencent à apparaître les premières mâcles d'oxalate de calcium. Donc, à partir du niveau où la gaine foliaire commence à se caractériser (fig. 16), jusqu'au moment où elle est entièrement différenciée et séparée de la tige, cette tige, en aucune partie de ses tissus, ne renferme trace de cristaux ; et ce n'est qu'un peu plus haut (et plus tard que dans *Tunica saxifraga*)

qu'apparaissent les premières mâcles, en même temps et

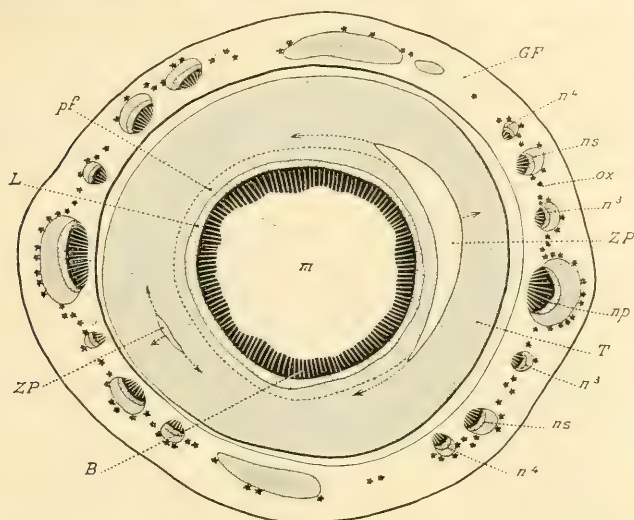



Fig. 18. — *Dianthus carthusianorum.* — Sixième coupe (schématique) à travers le nœud ; la gaine foliaire GF est complètement séparée de la tige : *ox*, oxalate de calcium en cristaux localisés surtout au voisinage des faisceaux vasculaires ; ZP, zones parenchymateuses s'étendant dans le sens des flèches.

même après que s'est différencié bien nettement l'endoderme.

La gaine foliaire est au contraire gorgée de cristaux.

Ce qui revient donc à dire que, dans ce type *Dianthus carthusaniorum*, en descendant du nœud vers la partie inférieure de l'entre-nœud correspondant, et en suivant la course de la sève élaborée, les cristaux disparaissent plus tôt que dans le type *Tunica saxifraga*, et que dans les nombreuses espèces comparables à plus courts entre-nœuds.

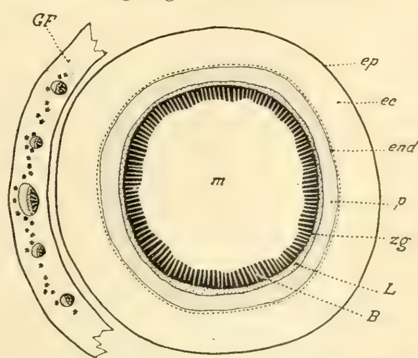



Fig. 19. — *Dianthus carthusianorum.* — Septième coupe (schématique) à travers le nœud, montrant la tige à structure normale, sans oxalate de calcium : GF, fragment de la gaine foliaire gorgée de cristaux ; *ép*, épiderme ; *éc*, écorce ; *end*, endoderme dépourvu de cristaux ; *p*, péricycle ; L, liber ; B, bois ; *zg*, zone génératrice ; *m*, moelle.

Il est en effet intéressant de noter cette particularité qui paraît être due à l'allongement beaucoup plus grand des entre-nœuds dans cette espèce.

*Feuille.* — L'observation des coupes pratiquées à travers le limbe de la feuille (fig. 20), montre que les cristaux sont localisés surtout au dos des faisceaux vasculaires et entre




Fig. 20. — *Dianthus carthusianorum* (schématique). — Coupe à travers la feuille : *éps*, épiderme supérieur ; *épi*, épiderme inférieur ; *fv*, faisceaux libéroligneux ; *tp*, tissu assimilateur ; *tl*, tissu lacuneux ; *ox*, oxalate de calcium.

ces faisceaux, sous le tissu assimilateur ; tout en étant assez abondants, ces cristaux m'ont paru cependant généralement moins nombreux que dans la gaine foliaire ; ce qui peut être expliqué par le fait que la feuille de *Dianthus carthusianorum*, très allongée, est relativement très étroite et par suite présente une surface latérale moins grande que la gaine foliaire.

### TROISIÈME TYPE.

### III. — Saponaria officinalis.

Dans ce troisième type, les cristaux d'oxalate de calcium sont répartis dans presque tous les organes ; en effet, et comme nous le verrons, seuls les jeunes rameaux encore souterrains et issus de rhizome en sont dépourvus, tandis que les jeunes bourgeons issus de la tige aérienne en renferment abondamment.

*Racine.* — La racine (fig. 21), de bonne heure exfolie son écorce primaire, par le développement précoce d'un tissu cortical secondaire ; comme c'est le cas habituel, ce tissu cortical secondaire est constitué par plusieurs assises

de liège, séparées du tissu phellodermique interne par une zone génératrice.

Du phelloderme on passe au tissu vasculaire, comprenant une couronne libérienne limitée par une zone génératrice secondaire interne qui la sépare du bois; le bois est lui-même formé par un parenchyme cellulosique, dans lequel baignent les vaisseaux ligneux.

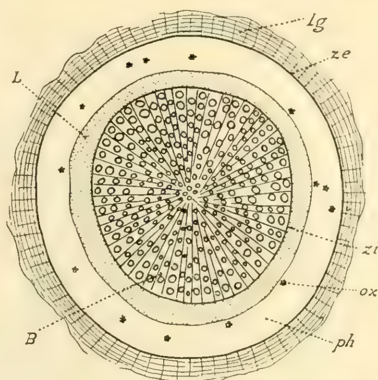


Fig. 21. — *Saponaria officinalis.* — Coupe transversale (1/2 schématique) de la racine : *lg*, liège ; *ze*, zone génératrice externe ; *ph*, tissu cortical phellodermique ; *ox*, cristaux mâclés d'oxalate de calcium ; L, liber ; B, bois dont seuls les vaisseaux sont lignifiés ; *zi*, zone génératrice interne.

C'est dans le tissu phellodermique que sont localisés les cristaux d'oxalate, tandis que le liber n'en renferme généralement pas de trace ; pas plus d'ailleurs le bois.

Ces cristaux sont relativement peu abondants dans toute l'étendue de la racine. Ils deviennent rares et disparaissent même, dans les régions voisines de l'extrémité de cet organe.

*Rhizome.* — Une coupe pratiquée à travers le rhizome (fig. 22) présente la structure suivante : un tissu subéreux externe, limité intérieurement par une assise génératrice subéro-phellodermique ; au-dessous, un phelloderme à plusieurs assises de cellules, assez riche en cristaux mâclés d'oxalate de calcium ; le tissu sous-jacent qui est libérien, renferme un plus grand nombre de cristaux que le phelloderme.

Le bois, séparé du liber par l'assise génératrice intralibérienne, comprend deux régions assez distinctes : l'une externe plus dense et plus lignifiée, la seconde interne, à vaisseaux moins nombreux, parsemés dans du tissu parenchymateux cellulosique ; au centre, enfin, la moelle dont quelques cellules sont cristalligènes.

Donc ici, dans le rhizome, les cristaux sont non seulement beaucoup plus abondants que dans la racine, mais encore localisés dans trois régions différentes : dans l'écorce, dans le liber et dans la moelle ; et parmi ces trois tissus, le

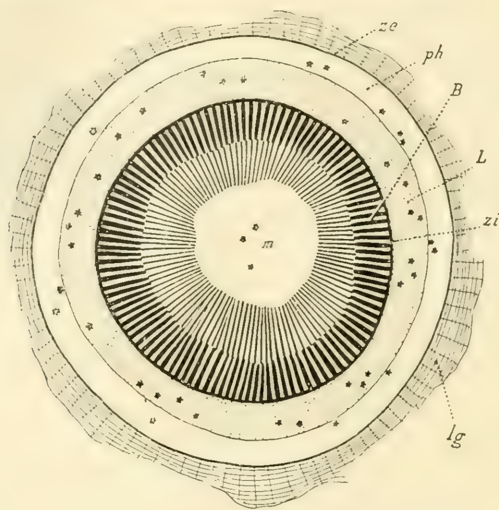



Fig. 22. — *Saponaria officinalis.* — Coupe transversale du rhizome (1/2 schématique) : *lg*, liège ; *ze*, zone génératrice externe ; *ph*, phelloderme ; *ox*, cristaux d'oxalate de calcium ; L, liber à nombreux cristaux ; *zi*, zone génératrice interne ; B, bois ; *m*, moelle à quelques mâcles.

liber en renferme le plus ; tandis que, dans la racine, seule l'écorce en possédait.

*Tige.* — La tige aérienne présente une structure très différente du rhizome (fig. 23) : un épiderme recouvrant une écorce assez réduite, dont la dernière assise, l'endoderme, renferme dans quelques-unes de ses cellules des cristaux mâclés ; quelques cellules de l'écorce sont quelquefois aussi cristalligènes, mais ce sont les plus voisines de l'endoderme.

Sous l'endoderme, un péricycle d'à peu près même épaisseur que l'écorce, à cellules très sclérifiées ; au-dessous : le tissu libérien, une zone génératrice secondaire, puis le bois formant un anneau d'épaisseur très réduite, si on le compare au bois du rhizome ; enfin la moelle qui, nulle

dans la racine, assez réduite dans le rhizome, est ici relativement très développée, et dont un assez grand nombre de cellules renferment de grosses màcles. La tige, dans toute son étendue, contient des cristaux localisés de la même façon.

Dans la tige jeune, la répartition des cristaux est la même, mais en quantité moindre que dans la tige âgée ; il en est d'ailleurs de même pour toutes les espèces étudiées, et on le conçoit aisément : les cristaux ne peuvent qu'augmenter en nombre à mesure que la plante avance en âge, puisqu'elle en forme durant toute sa période de vie active, et qu'elle ne les redissout pas, comme l'expérience le démontre d'ailleurs.

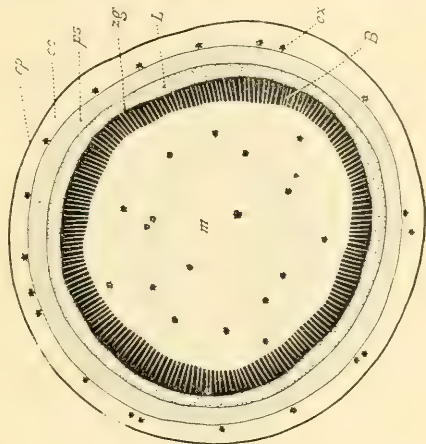


Fig. 23. — *Saponaria officinalis.* — Coupe (schématique) de la tige aérienne : *ép*, épiderme ; *éc*, écorce ; *ox*, oxalate de calcium en cristaux mâclés ; *ps*, péricycle scléreux : L, liber ; *zg*, zone génératrice ; B, bois ; *m*, moelle à nombreux cristaux.

Si l'on compare la structure anatomique du rhizome et de la tige, on est frappé de la relation qui existe d'une part, dans le rhizome, entre l'absence de la zone péricyclique scléreuse et la présence d'assez nombreux cristaux dans l'écorce et dans le liber relativement très abondant ; d'autre part, dans la tige aérienne, entre la réduction relative de l'écorce, la présence d'une couronne péricyclique scléreuse et le développement relativement considérable du tissu médullaire, ainsi que la présence dans ce tissu d'assez nombreuses mâcles d'oxalate de calcium (et ces mâcles sont d'autant plus abondantes qu'on se rapproche du nœud).

Des coupes pratiquées à travers le nœud, dans la région

où les faisceaux foliaires se détachent de l'anneau vasculaire caulaire, et où la gaine foliaire commence à se différencier, sont intéressantes parce que leur simple observation indique la marche que suit la formation des cristaux d'oxalate à travers les tissus, et leur processus de localisation.

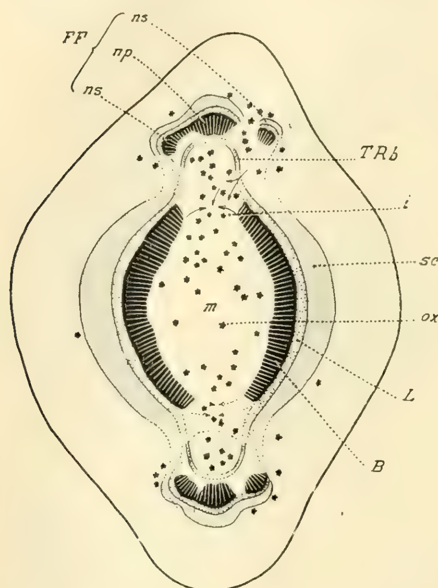



Fig. 24. — *Saponaria officinalis.* — Coupe à travers le nœud (schématique) : FF, faisceau foliaire en voie de division ; *np*, *ns*, nervures principale et secondaire qui en doivent résulter ; *sc*, sclérenchyme péricyclique ; *i*, interruption de la couronne vasculaire ligneuse, B ; L, liber ; TR*b*, tissu de raccord (base du bourgeon) ; *ox*, oxalate de calcium.

Les coupes représentées par la figure 24 montrent que les cristaux localisés dans la moelle, se trouvent surtout au voisinage du tissu de raccord non lignifié (T R *b*), qu'il y en a à l'intérieur du tissu de raccord (qui va donner plus haut un bourgeon) et aussi entre les faisceaux résultant de la ramification du faisceau foliaire principal ; que l'anneau vasculaire ligneux principal n'est pas continu ; il est, en effet, largement interrompu au niveau des faisceaux foliaires. Tout cela semble bien indiquer que les cristaux de la moelle et du futur bourgeon sont formés aux dépens d'éléments provenant de la feuille, par la gaine foliaire et à travers les parois cellulosiques du tissu de raccord (comme l'indiquent les flèches de la figure 24). C'est en effet ce que montrent encore les coupes suivantes (fig. 25).

Cette figure représente une coupe qui s'est trouvée assez heureusement un peu oblique pour représenter deux niveaux

successifs du nœud et montrer le passage de la gaine foliaire à la tige ; d'un côté, en effet, la gaine foliaire est complètement séparée de la tige ; et de l'autre, elle ne s'en est encore pas détachée.

Les tissus de raccord entourant les prolongements de la moelle et renfermant des cristaux, se sont différenciés en deux bourgeons, un à l'aisselle de chaque feuille ; l'un, du côté le plus différencié, est complètement formé, et du même côté l'anneau vasculaire continu s'est reconstitué ; l'autre, du côté opposé, est en voie de différenciation, encore concrescent sur ses deux faces avec les tissus de la gaine foliaire et de la tige ; et du même côté, l'anneau vasculaire est encore ouvert, et en voie de reconstitution complète.

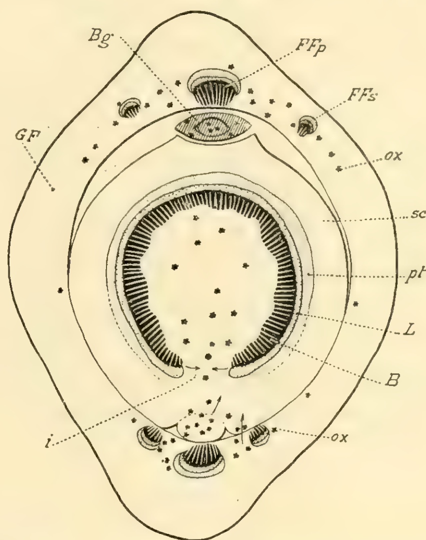



Fig. 25. — *Saponaria officinalis* (schématique). — Coupe légèrement oblique du nœud montrant les deux derniers stades de la différenciation de la gaine foliaire GF : Bg, bourgeon différencié (quant aux autres lettres, même légende que pour la figure 24).

*Feuille.* — La feuille est gorgée de cristaux et les cristaux sont rigoureusement localisés entre les faisceaux, et immédiatement sous les assises de cellules assimilatrices palissadiques.

Il semble jusqu'à présent que tous les organes de *Saponaria officinalis* contiennent des cristaux d'oxalate.

Si l'on fait remarquer que les cristaux sont généralement plus abondants dans cette espèce, que dans n'importe quelle autre, on pourra concevoir que tous les organes ici en renferment, à l'inverse des espèces, comme *Dianthus carthusianorum*, chez lesquelles la racine ne contient pas d'oxa-

late ; l'absence de cristaux dans la racine de ces dernières espèces, tient probablement à ce que les éléments nécessaires à la formation de ces cristaux, ayant été épuisés dans les feuilles et dans les entre-nœuds, la sève élaborée s'en trouve dépourvue, une fois arrivée dans la racine, pour pouvoir encore y en déposer.

Cependant si l'on pratique des coupes à travers une toute jeune pousse souterraine qui n'a encore pas vu la lumière, on y constate l'absence totale de cristaux, alors au contraire que l'observation permet de déceler la présence de ces cristaux dans les jeunes feuilles et la tige des bourgeons nés sur la tige aérienne, à l'aisselle des feuilles (fig. 25 B*g*).

La toute jeune pousse souterraine est donc le seul organe dépourvu d'oxalate de calcium. Nous verrons, par la suite, ce qu'il sera permis de penser de ce contraste entre la pousse aérienne et la pousse souterraine.

### IV. — Autres espèces.

A ces trois types décrits, se rattachent plus ou moins toutes les espèces étudiées et parmi lesquelles je me contenterai de signaler les plus intéressantes.

J'aurai soin tout d'abord d'indiquer que dans cette énumération, je ne ferai qu'un simple rapprochement ; car, bien que la répartition de l'oxalate de calcium se fasse suivant une loi générale pour toutes les espèces, les détails de similitude ou de différence de localisation des cristaux, quoique souvent liés à une similitude ou à une différence de structure anatomique, ne sauraient avoir la valeur de caractères d'affinité générique ou spécifique.

C'est ainsi que je rapprocherai, uniquement au point de vue de la répartition et de la localisation des cristaux, deux espèces d'un même genre, de deux autres espèces appartenant à deux genres différents : je rapprocherai, par exemple, l'espèce *Lychnis dioica* du type *Saponaria officinalis*, et

l'espèce *Lychnis Githago* du type *Dianthus carthusianorum* ; cependant les deux espèces de *Lychnis* sont spécifiquement très rapprochées entre elles, et génériquement très éloignées toutes deux, de toutes les espèces de chacun des deux genres *Saponaria* et *Dianthus*.

Cette similitude ou cette différence dans la localisation des cristaux, de même que la similitude ou la différence dans la structure anatomique à laquelle est souvent liée cette localisation, n'est due qu'à un mode de vie semblable ou différent de la plante ; et le mode de vie peut être semblable pour deux espèces appartenant à deux genres différents ; tandis qu'il peut être différent pour deux espèces d'un même genre. Ces considérations, sur lesquelles je ne pourrais m'étendre sans risquer de sortir du cadre de ce travail, étaient nécessaires pour éviter tout malentendu.

Parmi les espèces dont la répartition des cristaux est comparable à celle du type *Tunica* (et c'est le plus grand nombre), je dirai quelques mots des suivantes : *Sagina nodosa* ; *Spergularia rubra* ; *Anychia dichotoma* ; *Mœhringia trinervia* ; *Malachium aquaticum* ; *Buffonia macrosperma* ; *Telephium Imperati* ; *Velezia rigida* ; *Illecebrum verticillatum*, etc. (cette dernière espèce appartient à la famille des Paronychiées dont quelques auteurs font une tribu de Caryophyllées).

Du type *Dianthus* je rapprocherai les espèces suivantes : *Lychnis Githago* ; *Cerastium arvense* ; *Cucubalus bacciferus* ; *Silene nutans*, etc.

Du type *Saponaria* je rapprocherai les espèces : *Gypsophila elegans* ; *Lychnis dioica* ; *Stellaria Holostea*, etc.

### A. — Espèces rattachées au premier type.

#### 1. *Sagina nodosa*.

La racine ne renferme pas de cristaux.

Dans les nœuds et entre-nœuds de la tige, la répartition

des cristaux est identique à celle que nous avons observée dans *Tunica saxifraga*.

La feuille, longue et étroite, présente en coupe transversale la forme d'un arc de cercle, avec un faisceau libéroligneux principal médian, et deux faisceaux secondaires latéraux (Fs) (fig. 26); quelquefois, un très petit faisceau vasculaire apparaît entre le faisceau principal et les faisceaux secondaires; au faisceau principal seul est adossé un arc scléreux. L'oxalate de calcium est localisé au dos des faisceaux secondaires, contre le liber, et au voisinage des deux extrémités de l'arc libérien du faisceau principal, sous le tissu assimilateur.

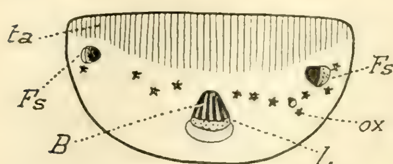



Fig. 26. — *Sagina nodosa*. — Coupe (schématique) transversale de la feuille : *ta*, tissu assimilateur; B, bois; L, liber du faisceau principal; *Fs*, faisceaux secondaires; *ox*, cristaux d'oxalate.

Les cristaux sont donc localisés au voisinage le plus proche des tissus assimilateur et conducteur libérien.

## 2. *Spergularia rubra*.

Comparée aux autres Caryophyllées, c'est une espèce relativement peu riche en oxalate de calcium; on n'en rencontre en effet de cristaux, que dans les régions de la tige les plus voisines du nœud, sous forme de mâcles très petites ou même de cristaux simples.

La feuille seule en localise en un peu plus grande quantité. Aussi, n'est-il pas surprenant de constater que la racine n'en décèle pas de traces.

## 3. *Anychia dichotoma*.

Ici encore, l'observation des coupes à travers la racine permet de remarquer l'absence totale de cristaux.

Ils sont relativement peu abondants dans les tissus de la

tige ; absents dans la partie inférieure de chaque entre-nœud, les cristaux apparaissent quand on remonte vers le nœud, localisés uniquement dans les cellules de l'endoderme, sous forme de mâcles qui deviennent plus nombreuses et plus grosses (jusqu'à atteindre cinq et six fois le volume d'une cellule environnante), à mesure qu'on se rapproche du nœud. Dans la région même du nœud, à l'endroit où la gaine foliaire est concrescente avec la tige, les cristaux sont abondants et quelques-uns peuvent être remarqués dans la moelle (de la même façon que nous aurons l'occasion de le remarquer dans la figure 27, qui représente une coupe longitudinale de la tige de *Lychnis Githago*).

Dans la feuille, les cristaux sont localisés, comme nous l'avons vu ailleurs, entre les faisceaux, sous le parenchyme en palissade.

### 4. *Buffonia macrosperma.*

La racine, dont le tissu vasculaire ligneux est très dense et s'étend jusqu'au centre, ne renferme pas, ici non plus, de cristaux.

Dans les entre-nœuds et les nœuds de la tige, la répartition de l'oxalate de calcium est la même que dans les espèces précédentes ; et si quelques cellules de l'écorce, voisines de l'endoderme, contiennent des cristaux, il est bon de faire remarquer que ces cristaux sont de beaucoup moins volumineux que ceux des cellules endodermiques.

Dans la feuille, la localisation est normale.

### 5. *Mœhringia trinervia.*

Cette espèce, comparable au point de vue de la structure anatomique, à l'espèce exotique *Malachium aquaticum*, ne présente presque pas de cristaux dans la tige ; et même, dans les régions voisines des nœuds, les cristaux ne sont pas abondants ; seule la feuille en renferme en assez grande quantité, localisés comme dans *Tunica saxifraga*.

Pas plus que les espèces précédentes, celle-ci ne renferme d'oxalate de calcium dans la racine.

6. *Telephium imperati.*

C'est encore une plante, relativement peu riche en cristaux d'oxalate. En effet, si la racine, comme d'ailleurs dans les espèces précédentes, en est complètement dépourvue, la tige dans son ensemble n'en renferme pas davantage. Seule la feuille en accumule ; peu abondants dans sa zone d'insertion sur la tige, ils sont plus nombreux dans le limbe, réunis en mâcles localisées entre les faisceaux, sous le parenchyme assimilateur.

7. *Velezia rigida.*

De même structure anatomique générale que chez *Tunica saxifraga*, la racine ne renferme pas non plus ici de cristaux.

La tige en accumule, seulement dans l'endoderme, et les cellules cristalligènes sont beaucoup plus volumineuses que les autres. Dans les entre-nœuds et les nœuds, la répartition des cristaux se fait d'une façon normale, comme dans le type décrit.

La feuille, qui est petite et dont la structure anatomique ne comprend qu'un faisceau vasculaire principal et deux faisceaux secondaires, localise ses mâcles au dos du faisceau principal et entre le faisceau principal et les faisceaux secondaires.

8. *Illecebrum verticillatum.*

Je cite en passant cette espèce appartenant à la famille des Paronychiées, pour indiquer que la structure anatomique et la répartition des cristaux de ses organes sont très comparables à la structure anatomique et à la répartition des cristaux des organes des espèces *Mœhringia tri-*

*nervia* et *Sagina nodosa* dont j'ai déjà dit quelques mots.

Les espèces *Scleranthus perennis*, *Herniaria cinerea*, etc., appartenant à la même famille, sont comparables.

## B. — Espèces rattachées au deuxième type.

### 1. *Lychnis Githago*.

J'aurais pu décrire cette espèce à côté du type précédent (*Tunica*); elle n'en diffère, au point de vue de la répartition de l'oxalate de calcium, que par la présence de quelques mâcles dans la moelle, au niveau de la zone d'insertion des feuilles, et seulement à ce niveau.

Nous pouvons facilement constater que cette région cristalligène de la moelle est très réduite, par la simple observation de la figure 27 qui représente assez exactement, quoique schématique, une coupe longitudinale presque axiale de la tige, dans la région d'un nœud.

Cette coupe a l'avantage de nous montrer qu'il y a continuité dans le dépôt des cristaux d'oxalate, en passant de la feuille à la tige ; tandis qu'il y a interruption de dépôt, en passant d'un entre-nœud supérieur à un entre-nœud inférieur ; ce qui provient, comme l'indique encore l'observation de la coupe, de ce que la formation des cristaux s'est d'abord ralentie, pour cesser complètement de se produire vers l'extrémité inférieure de chaque entre-nœud.

La marche générale de la production des cristaux suit donc bien la course de la sève élaborée, depuis la feuille jusqu'à l'extrémité inférieure de chaque entre-nœud.

L'examen de cette coupe permet aussi de constater la présence de mâcles dans le jeune bourgeon qui a pris naissance à l'aisselle de la feuille; ce qui nous est expliqué par le fait que ce jeune organe est alimenté directement par la sève élaborée provenant de la feuille ; on peut remarquer en effet que le tissu vasculaire libérien y aboutit, sous la

forme de ce que nous avons vu et appelé tissu de raccord, dans les descriptions précédentes.

La présence des cristaux dans la moelle, uniquement dans cette région, semble bien indiquer que leur dépôt résulte de la facilité avec laquelle circulent, de cellule à

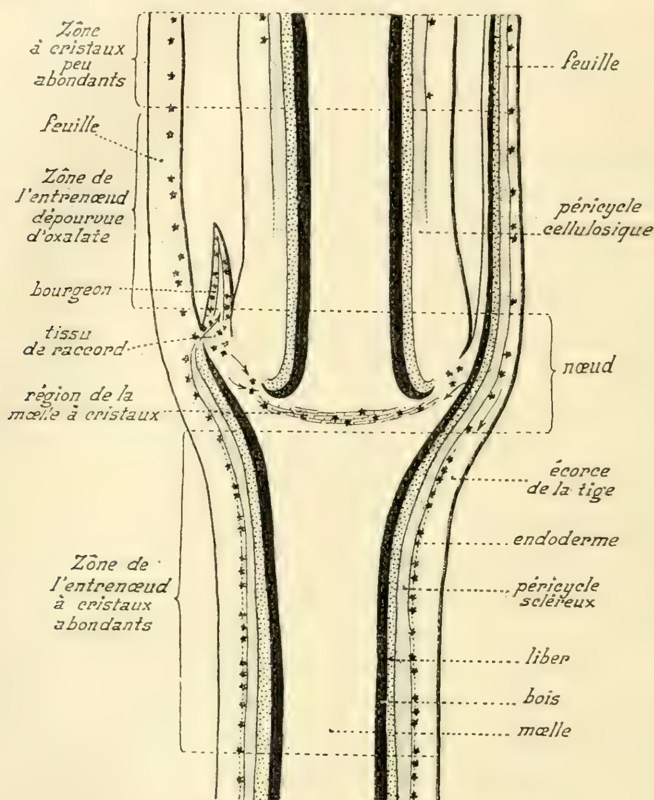



Fig. 27. — *Lychnis Githago* (schématique). — Coupe longitudinale presque axiale de la tige dans la région d'un nœud, montrant la répartition et le processus de localisation des cristaux d'oxalate de calcium dans la feuille, le nœud et les différents niveaux de l'entre-nœud.

cellule, les sucs provenant de la feuille, à travers le tissu parenchymateux qui interrompt l'anneau vasculaire ligneux à cet endroit (comme d'ailleurs des coupes transversales nous l'ont déjà indiqué).

Donc, dans cette espèce, la répartition générale de l'oxa-

late de calcium se fait de la même façon que dans les types *Tunica saxifraga* et *Dianthus carthusianorum*. En effet, comme dans ces plantes, la racine ne renferme pas de cristaux.

Nous venons de voir que dans la tige, la répartition des mâcles se fait de la même façon, avec cette particularité cependant, que le tissu médullaire n'en présente que dans une seule région, qui correspond exactement à la zone de naissance du bourgeon, qui est aussi celle du passage de la feuille à la tige.

Enfin, et comme dans la généralité des espèces étudiées, la feuille localise ses cristaux entre les faisceaux, sous le tissu assimilateur.

### 2. *Cucubalus bacciferus*.

La répartition générale se rapproche plus, dans cette espèce, du type *Dianthus*.

La racine ne renferme pas de cristaux.

Dans la tige, la localisation des cristaux est en quelque sorte liée à la structure anatomique.

En effet, l'écorce de la tige est réduite; le péricycle, au contraire très dense, est formé de fibres très scléreuses; sous le liber, l'ensemble du bois est constitué par des vaisseaux ligneux isolés, ou disposés en file de deux ou trois, parsemés dans du parenchyme fasciculaire cellulosique; ce qui permet la diffusion des sucs, plus facilement du liber à la moelle à travers le parenchyme fasciculaire, que du même liber à l'écorce à travers le sclérenchyme péricyclique.

Par suite, l'écorce ne renferme que quelques cristaux dans les cellules voisines de l'endoderme et dans l'endoderme; mais la moelle en localise généralement davantage.

Comme c'est le cas général, le nombre des cristaux est plus grand à mesure qu'on se rapproche du nœud.

### 3. *Cerastium arvense.*

Comme c'est le cas habituel, la racine est encore ici dépourvue de mâcles.

Le rhizome en présente très peu, et les quelques cristaux que l'on y rencontre sont localisés dans la moelle.

La tige en renferme autant et peut-être plus dans la moelle que dans l'écorce ; ce qui est encore expliqué par le fait que, tandis que le liber du tissu vasculaire forme une couronne continue, le bois est divisé en quatre faisceaux, deux grands et deux petits, séparés par quelques assises de cellules parenchymateuses formant rayon médullaire ; et dans chaque faisceau du bois, seuls les vaisseaux sont ligneux. La circulation de cellule à cellule est donc encore ici plus facile, du liber à la moelle, à travers le parenchyme médullaire et fasciculaire, que du liber à l'écorce, à travers le péricycle, qui est ici très dense et entièrement scléreux.

Quoi qu'il en soit, les cristaux ne sont généralement pas abondants dans cette espèce, sauf dans les régions très voisines du nœud et dans la feuille, où les mâcles sont rigoureusement localisées entre les faisceaux libéroligneux, sous le parenchyme assimilateur.

### 4. *Stellaria Holostea.*

Cette espèce, par la présence de cristaux dans le rhizome, devrait être décrite, comme je l'ai d'ailleurs indiqué plus haut, à côté des plantes de type *Saponaria officinalis* ; mais l'absence de cristaux dans la racine, comme pour le type *Dianthus*, me permet de la décrire à côté des espèces rapprochées de ce dernier.

La racine, en effet, dont la structure reste primaire et fasciculaire, ne contient pas trace de mâcles d'oxalate de calcium.

Le rhizome en localise quelques-unes, en moins grand nombre dans l'écorce que dans la moelle, probablement pour la même raison que l'espèce précédente, car la structure anatomique est comparable. La tige présente aussi la même répartition ; les cristaux, relativement peu nombreux dans la partie inféreure de chaque entre-nœud, deviennent plus abondants en remontant vers les nœuds et dans la feuille ; dans ce dernier organe, on les remarque de chaque côté des faisceaux et entre les faisceaux, sous le tissu assimilateur en palissade.

### C. — Espèces rattachées au troisième type.

#### 1. *Lychnis dioica.*

Cette espèce, comme d'ailleurs toutes les espèces dont les cristaux sont répartis comme dans le type *Saponaria officinalis*, accumule énormément d'oxalate de calcium ; on en rencontre par suite dans tous les organes.

Comme dans le type décrit, la racine renferme des mâcles localisées surtout dans les cellules du phelloderme, voisines du liber ; on en trouve aussi quelques-unes dans le parenchyme fasciculaire du bois.

La tige présente une écorce réduite, un péricycle scléreux et très développé, un anneau libérien continu, une couronne vasculaire ligneuse interrompue par des rayons médullaires et dont les vaisseaux baignent dans un parenchyme cellulosique ; par suite, les cristaux sont plus abondants dans le tissu médullaire que dans l'écorce, et au voisinage des nœuds que dans la région inférieure de chaque entre-nœud.

#### 2. *Gypsophila paniculata.*

Ici encore la racine renferme des cristaux assez nombreux, localisés dans les cellules de l'écorce, les plus voisines du liber ; aussi, comme l'on pouvait s'y attendre, la

tige, dans toute l'étendue de ses entre-nœuds, contient-elle d'abondants cristaux et en quantité d'autant plus grande que l'on se rapproche du nœud.

La structure anatomique de la tige est comparable à celle de *Lychnis dioica*; par suite, la localisation des mâcles se fait de la même façon ; plus abondamment dans la moelle que dans l'écorce.

La feuille, dont le système vasculaire est beaucoup plus ramifié qu'ailleurs, localise ses cristaux au dos du liber des faisceaux et un peu aussi dans le tissu assimilateur.

### D. — Cas particulier. Bégonia.

Quoique cette plante appartienne à une famille bien différente, j'en dirai quelques mots, au point de vue de la localisation particulière des cristaux d'oxalate de calcium, afin de pouvoir les rappeler au moment d'interpréter les résultats physiologiques obtenus pour cette plante, dans le troisième chapitre de ce travail consacré aux expérimentations.

En général, cette plante accumule extrêmement peu de cristaux. La racine en est totalement dépourvue; la tige en présente de très rares, simples comme on le sait, et localisés seulement tout près de l'insertion des feuilles.

La feuille elle-même n'en renferme pas du tout : seul le pétiole en contient, surtout dans la partie proche du limbe.

L'observation d'une coupe pratiquée à travers le limbe (fig. 28) nous donnera peut-être une explication de cette localisation toute particulière : cette coupe nous révèle la structure suivante : une assise supérieure de très grandes cellules aquifères *c a*; une autre assise inférieure de mêmes cellules ; ces deux assises constituent dans leur ensemble les trois quarts de l'épaisseur totale de la feuille ; entre elles se trouvent compris : le parenchyme palissadique en une seule assise de cellules très petites, et au-dessous le tissu lacuneux disposé en deux assises de petites cellules arrondies, et à lacunes très réduites ; de place en place et assez

éloignés les uns des autres, des faisceaux libéroligneux peu développés et relativement peu nombreux dans toute l'étendue du limbe.

Cette observation ne laisse-t-elle pas l'impression que dans cette feuille, l'assimilation doit s'effectuer plus faiblement que dans les plantes à feuilles normalement constituées ? Les faisceaux libéroligneux, faiblement développés et peu nombreux, ne semblent-ils pas indiquer aussi un apport

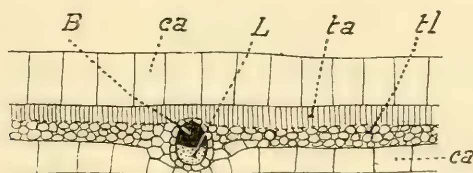



Fig. 28. — *Begonia.* — Coupe (1/2 schématique) de la feuille : *ca*, cellules aquifères ; *t*, tissu assimilateur ; *tl*, tissu lacuneux ; L, liber ; B, bois.

peu considérable de sève brute dans la feuille, et par suite formation de sève élaborée faible d'autant, et trop peu riche, dans chacune des nervures, en éléments constitutifs de l'oxalate de calcium pour en permettre le dépôt.

La totalité de la sève de toutes les petites nervures du limbe, aboutissant dans les faisceaux du pétiole, n'est-ce pas dans ce pétiole que se fait le dépôt des cristaux dont la formation en aura assez vite épuisé les éléments constitutifs? Aussi, ne s'en forme-t-il pas ailleurs sur le parcours de la sève élaborée,

J'aurai soin d'ajouter que je ne donne cette explication que pour ce qu'elle vaut ; elle m'a paru, à la suite de mes différentes observations, tout aussi acceptable qu'une autre, et conforme aux résultats que m'ont donnés les expériences opérées sur cette plante.

### V. — L'oxalate de calcium dans la fleur.

La répartition des cristaux d'oxalate de calcium étant généralement la même pour toutes les espèces étudiées, je

n'en parlerai que pour en faire ressortir quelques détails qui m'ont paru plus intéressants dans deux espèces : *Lychnis dioica* et *Silene nutans*.

D'une manière générale, les fleurs très jeunes, en voie de développement et dans lesquelles les différents verticilles ne sont pas encore différenciés, ne contiennent pas d'oxalate.

Indépendamment des sépales qui se comportent, à cet égard, comme des feuilles ordinaires, seuls, parmi les autres verticilles, les carpelles accumulent des cristaux; et ces cristaux commencent à apparaître quand l'ovaire a acquis un certain développement, au moment cependant où la placentation est encore nettement axile ; c'est surtout au voisinage des cloisons mêmes encore intactes, qu'apparaissent les premières mâcles ; la même chose se produit, soit qu'il y ait dans la fleur deux carpelles (*Saponaria*), ou trois comme chez les *Silene* (et comme nous le verrons tout à l'heure, dans les espèces étudiées de ce genre, la placentation axile avec les cloisons carpellaires persiste même à l'état adulte), ou encore qu'il y ait dans la fleur cinq carpelles (*Lychnis*).

A mesure que la fleur avance en âge, que ses carpelles avec leurs ovules se développent, les cristaux deviennent plus volumineux et s'accumulent en quantité de plus en plus grande.

Si l'on rappelle que chaque cloison n'est pas autre chose que la concrescence partielle de deux feuilles carpellaires, et que les feuilles carpellaires, surtout dans la région placentaire, sont richement vascularisées pour permettre l'arrivée d'une abondante sève dont les ovules sont avides pour leur développement, on n'est pas surpris de trouver autant de cristaux déposés dans ces cloisons.

Examinons ce qui se passe dans la fleur de *Lychnis dioica*.

Une coupe pratiquée à travers un très jeune ovaire, au moment où chaque ovule n'est formé que par un amas de cellules uniformes, ne révèle pas, à l'observation microscopique, trace d'oxalate.

A cet âge de la fleur, non seulement la placentation est

nettement axile, dans la partie inférieure de l'ovaire, mais encore, la concrescence des feuilles carpellaires, incomplète dans la région médiane, disparaît complètement dans la région supérieure ; ce qui fait que la placentation est pour ainsi dire pariétale, comme le montrent les trois figures 29, 30 et 31.

L'observation des coupes à travers une fleur un peu plus âgée, permet de remarquer la présence des mâcles dans les

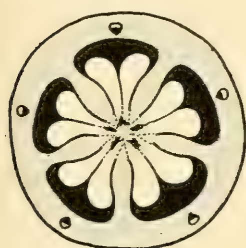


Fig. 29.

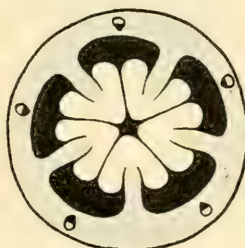


Fig. 30.

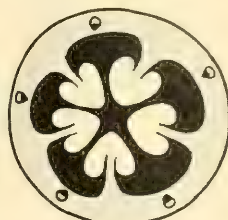


Fig. 31.

Coupes (1/2 schématiques) à travers l'ovaire d'une fleur très jeune et en voie de développement de *Lychnis dioica*, à trois niveaux différents : fig. 29, dans la partie basilaire ; fig. 30, dans la partie médiane ; fig. 31, dans la région supérieure.

cloisons carpellaires ; et dans les carpelles plus développés, ces mâcles deviennent plus nombreuses et plus volumineuses, jusqu'à atteindre dix fois le volume d'une cellule environnante (fig. 32).

Dans les coupes d'ovaires plus développés, on constate que la destruction des cloisons carpellaires se produit le long de la région voisine de la localisation des cristaux ; s'ensuit-il que la disparition des cloisons carpellaires soit due au dépôt grandissant et exagéré des cristaux d'oxalate : dépôt qui, nuisant à la prolifération égale des tissus dans cette région, ne permettrait pas à la cloison de suivre le développement, de plus en plus accentué, de l'ensemble de l'ovaire, ce qui affaiblirait la résistance de la cloison à cet endroit, et en entraînerait par suite la déchirure? Je n'oserai l'affirmer d'une façon positive. On serait pourtant tenté de le croire, surtout si l'on compare ce que nous

venons de voir, à la localisation des cristaux dans les carpelles de la fleur de *Silene nutans* (chez lequel la placentation axile, avec persistance des cloisons carpellaires, se maintient, même après le développement définitif des ovules). Dans cette espèce, en effet, une coupe pratiquée à

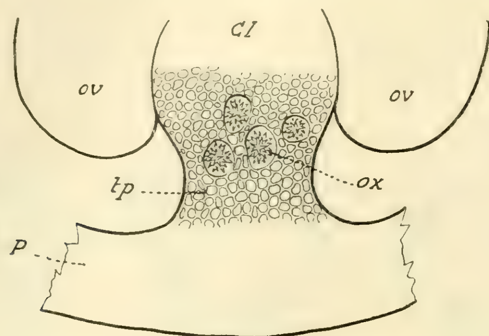



Fig. 32. — Fragment d'une coupe à travers un ovaire encore jeune de *Lychnis dioica*, montrant la localisation des cristaux d'oxalate de Ca (*ox*), dans la cloison carpellaire (*Cl*) : P, paroi carpellaire : *ov*, ovules : *tp*, tissu parenchymateux (légèrement collenchymateux).

travers un ovaire même adulte, montre que les mâcles sont localisées, non plus dans la cloison même, mais dans le voisinage presque immédiat des tissus vasculaires placentaire et pariétal, de chaque côté de la cloison (fig. 33). A l'inverse de *Lychnis dioica*, est-ce à l'absence des cristaux dans la cloison carpellaire que serait due alors la persistance de ces mêmes cloisons et dont la conséquence est une placentation bien nettement axile dans cette espèce?

Il est juste d'ajouter que, tandis que chez *Lychnis dioica*, les ovules se développent en grand nombre dans de trop petites cavités ovariennes, jusqu'à les remplir entièrement, en comprimant entre eux, de chaque côté, les cloisons carpellaires et en repoussant en même temps en dehors les parois carpellaires (comme l'indiquent les flèches de la figure 34); double action qui, en s'accentuant, peut contribuer à entraîner la rupture de la cloison ; chez *Silene nutans* au contraire, la cavité ovarienne est relativement beaucoup plus grande,

surtout si on la compare au développement moins considérable des ovules ; ce qui peut très bien aussi être la cause de la persistance des cloisons, lesquelles peuvent dès lors suivre librement le développement général de l'ovaire.

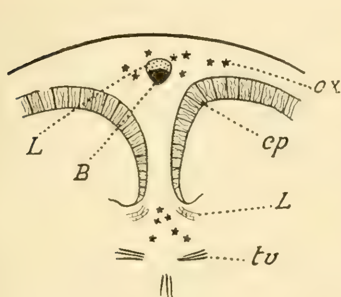



Fig. 33 (1/2 schématique). — Fragment d'une coupe à travers un ovaire adulte de *Silene nutans*, représentant une cloison carpellaire, une partie de la paroi correspondante et le placenta, dont les cristaux sont au voisinage du tissu vasculaire *tv* et L : L, B, liber et bois d'un faisceau de la paroi ; *ox*, cristaux.

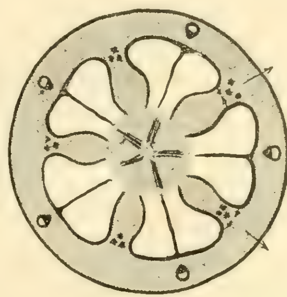


Fig. 34. (schématique). — Coupe à travers un ovaire encore jeune de *Lychnis dioica*, montrant les cavités carpellaires entièrement remplies par le développement des ovules. Les flèches indiquent le sens de la pression opérée par les ovules sur les cloisons et les parois carpellaires.

Une particularité anatomique vient encore s'ajouter à cette manière de voir : la face interne de la paroi carpellaire est tapissée d'une assise de très grandes cellules à membrane plissée (*cp*, fig. 33), et qui se prolonge sur la cloison en s'atténuant peu à peu jusqu'au centre : il semble bien que cette assise de cellules contribue à donner une plus grande résistance à la cloison carpellaire et en empêcher, par suite, la rupture. Il est possible enfin que la disparition des cloisons chez *Lychnis dioica* et leur persistance chez *Silene nutans* soient dues aux effets combinés des causes énoncées pour chacune de ces deux espèces.

## RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

On pourrait facilement multiplier ces exemples, car nombreuses sont les plantes présentant une répartition générale de cristaux d'oxalate de calcium à peu près semblable à

chacune des espèces décrites; j'ai pu l'observer dans plusieurs espèces appartenant à presque tous les genres de la famille des Caryophyllées et des Paronychiées, et dans d'autres plantes telles que, *Allium*, le Ricin, *Begonia*, *Ficus carica*, le Sarrasin, etc.

En résumé et d'une façon générale, la racine contient peu et souvent pas du tout de cristaux, suivant les cas; c'est ainsi que *Saponaria officinalis* en renferme dans cet organe plus que n'importe quelle autre plante; tandis que *Dianthus carthusianorum* et beaucoup d'autres espèces n'en présentent pas du tout.

La tige en localise en quantité variable suivant les espèces, et, dans une même plante, en quantité différente suivant les niveaux.

La feuille, presque toujours, est, à proprement parler, l'organe d'élection de ces cristaux et en renferme d'une façon à peu près égale dans presque toutes les espèces étudiées.

La fleur en renferme aussi, et parmi les verticilles floraux, les carpelles, chez un grand nombre d'espèces en général, et chez *Lychnis dioica* particulièrement, contiennent d'abondants cristaux, souvent localisés dans les cloisons.

De cette simple énumération, il ressort nettement, une gradation dans la localisation et la répartition relative des cristaux dans les différents organes de la plante.

C'est surtout la répartition de ces cristaux dans la feuille, aux différents niveaux de sa zone d'insertion sur la tige (nœud) et dans l'entre-nœud immédiatement inférieur qui est intéressante, à cause de l'interprétation qu'il convient de lui attribuer; et cette répartition dans tous les genres et espèces étudiées nous conduit à des résultats identiques.

En effet, et comme nous l'avons vu, le limbe de la feuille renferme de nombreux cristaux localisés surtout entre les faisceaux, dans les cellules situées immédiatement au-dessous du tissu palissadique (*Saponaria*, etc.).

Dans le pétiole et dans la gaine foliaire, ces cristaux sont aussi abondants, mais renfermés plus particulière-

ment dans l'assise de cellules qui correspond à l'endoderme de la tige. Au même niveau, les bourgeons, nés à l'aisselle des feuilles et directement alimentés par ces dernières, contiennent d'abondants cristaux.

Dans la partie de la tige située au-dessous du nœud, les mâcles d'oxalate de calcium sont moins nombreuses et déposées surtout dans les cellules de l'endoderme : elles deviennent de plus en plus rares à mesure qu'on se rapproche du nœud immédiatement inférieur, et disparaissent même complètement (c'est le cas le plus fréquent, pour les espèces du type *Tunica* et surtout *Dianthus*, relativement moins riches en oxalate de calcium).

Il résulte donc, que les cristaux deviennent de moins en moins nombreux à mesure que l'on s'éloigne du limbe de la feuille, en suivant la course de la sève élaborée ; on est ainsi conduit à supposer que ces mâcles se constituent aux dépens de cette sève et se déposent principalement, aussitôt après l'élaboration, dans les cellules les plus voisines des tissus assimilateurs et conducteurs.

Dans les espèces, comme *Saponaria officinalis*, qui renferment de l'oxalate de calcium en plus grande abondance, la sève élaborée provenant de chaque paire de feuilles, très riche en éléments constitutifs de ces cristaux, n'ayant pu s'en débarrasser totalement dans chaque entre-nœud, arrivée dans le rhizome, se trouve en contenir encore assez abondamment pour déposer de nouvelles et assez nombreuses mâcles dans cet organe, et ensuite même quelques-unes dans la racine.

Au contraire, pour d'autres espèces en plus grand nombre, le fait que la racine ne renferme pas de cristaux, peut être attribué à ce que la sève élaborée, peu riche en éléments nécessaires à leur formation, les a totalement utilisés dans son parcours à travers les feuilles, les nœuds et entre-nœuds et s'en trouve par suite débarrassée dans la racine.

A la suite de cette étude, il était intéressant de se demander, si ces cristaux d'oxalate de calcium étaient déposés à

l'intérieur des cellules d'une manière définitive, ou étaient destinés au contraire à contribuer ultérieurement au développement de nouveaux organes; autrement dit, si ces cristaux constituaient un produit d'excrétion ou un produit de reserve.

De l'étude histologique seule, on peut relever et retenir quelques observations qui semblent, dès maintenant, intervenir en faveur de la première hypothèse : c'est d'abord la présence de cristaux dans les jeunes bourgeons (comme dans *Lychnis*, *Saponaria*...), présence à laquelle on serait tenté d'attribuer un rôle de réserve, comme l'ont d'ailleurs fait de nombreux auteurs cités au début de ce travail. Bien au contraire, n'avons-nous pas remarqué, comme l'a fait déjà Wehmer (1) sur le *Cratægus Oxyacantha*, que dans les rameaux jeunes de Saponaire et d'autres plantes, non seulement ces cristaux persistaient, mais que leur nombre ne faisait que croître à mesure que la tige avançait en âge ?

Une autre observation vient appuyer ces considérations : l'absence totale de cristaux dans les très jeunes pousses encore souterraines issues du rhizome (Saponaire) ; si l'oxalate de calcium était un produit de réserve, pourquoi seuls les bourgeons nés à l'aisselle des feuilles, sur la tige aérienne, en accumuleraient-ils, au contraire des tout jeunes rameaux issus du rhizome souterrain ? On ne pourrait prétendre, comme paraîtraient le démontrer les expériences de Monteverde (2), que le tout jeune rameau souterrain doit à l'absence totale de lumière de ne pas renfermer de cristaux, puisque nous avons constaté la présence de cristaux nombreux dans le rhizome, et, d'ailleurs, quelque peu aussi dans la racine.

Des expériences de Monteverde, il faut simplement retenir (et l'exception en faveur de *Pelargonium zonale* n'en est que plus convaincante), que c'est d'une façon tout à fait indirecte que l'absence de lumière empêche la formation

(1) Wehmer, *loc. cit.*
(2) Monteverde, *loc. cit*

des cristaux. En effet, dans ce cas, la feuille ne pouvant assimiler, l'appel de sève brute ne se fait plus dans l'organe, qui se développe alors, ainsi que tous ceux privés de lumière, aux dépens de la sève élaborée provenant des autres parties de la plante.

Or c'est précisément la sève brute, qui véhicule les éléments constitutifs de l'oxalate de calcium (je veux parler des sels de chaux), et qui, transformée à la faveur de la lumière en sève élaborée, les rejette sous forme de cristaux. D'autre part, la sève élaborée, qui alimente les feuilles et les organes développés à l'obscurité, ne parvient dans ces feuilles et dans ces organes, qu'après avoir effectué un assez long parcours et rejeté dans sa course la presque totalité ou même la totalité d'oxalate de calcium qu'elle formait ; c'est pourquoi Monteverde n'en a trouvé que quelques rares cristaux, ou même pas du tout dans les organes privés de lumière.

Au contraire, dans *Pelargonium zonale*, les entre-nœuds étant très courts, le parcours de la sève élaborée destinée aux organes soumis à l'obscurité était trop réduit avant d'arriver à ces organes, pour lui permettre le rejet total de l'oxalate de calcium et, logiquement, le dépôt des cristaux a par suite continué à s'effectuer dans ces mêmes organes.

La lumière n'a donc pas une influence directe sur la formation de l'oxalate de calcium, puisque lorsque la sève élaborée qui alimente les organes privés de lumière est assez riche en éléments constitutifs de cet oxalate, elle y dépose des cristaux ; c'est pour la même raison que les plantes très riches en oxalate comme *Saponaria officinalis*, etc. accumulent encore des cristaux dans les rhizomes et même quelque peu dans les racines, organes qui sont cependant dépourvus de lumière.

Par suite, cette différence entre les jeunes pousses aériennes et souterraines, au point de vue de la présence chez les premières et de l'absence d'oxalate chez les autres, n'est-il pas vraisemblable de l'attribuer à ce que les bour-

geons aériens naissent au niveau de l'insertion des feuilles, c'est-à-dire au point même où la sève élaborée émanée directement des feuilles, est très riche en éléments constitutifs de l'oxalate de calcium (Voy. fig. 27) ; tandis que les jeunes pousses souterraines issues du rhizome sont alimentées par une sève pauvre et même dépourvue de ces mêmes éléments.

Lorsque nos expériences nous auront permis de considérer l'oxalate de calcium comme un produit d'excrétion, cette manière de voir sera rendue plus plausible.

Enfin, une autre indication nous est fournie par l'étude de la répartition des cristaux dans la fleur :

Si l'on recherche quel est le sort des cristaux accumulés dans les parois et les cloisons carpellaires, on constate d'abord que, dans les espèces comme *Silene nutans*, etc., chez lesquelles les cloisons persistent : au lieu de disparaître pour avoir servi au développement des ovules, même au moment où les ovules sont transformés en graines et prêts à se détacher, les cristaux sont au contraire devenus plus nombreux et vont être rejetés, lors de la dissémination des graines, avec le tissu carpellaire mort qui les renferme : ces cristaux ne sont donc pas utilisés.

Dans le plus grand nombre des espèces, les cloisons carpellaires disparaissent (*Lychnis dioica*... etc.) : nous avons vu que les cloisons se déchiraient le long de la région où se déposait la plus grande quantité de cristaux ; à la suite de cette rupture, les cristaux sont entraînés hors de leurs réceptacles et tombent inutiles, dans la cavité ovarienne. Dans ce cas encore, les cristaux déposés ne sont pas utilisés.

Le sort des cristaux accumulés dans les organes de la plante, qui seraient cependant le plus qualifiés pour accumuler des réserves, fournit donc encore un argument en faveur de la première hypothèse, considérant les cristaux d'oxalate de calcium comme un produit d'excrétion.

Le chapitre suivant, consacré à l'étude expérimentale, nous donnera, j'espère, l'argument décisif.

## CHAPITRE II

### LES CRISTAUX D'OXALATE DE CALCIUM SONT-ILS UN PRODUIT DE RÉSERVE OU BIEN UN PRODUIT D'EXCRÉTION?

Avant d'aborder cette étude expérimentale, qu'il me soit permis d'adresser ici à M. Dufour, directeur-adjoint du Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, mes remerciements les plus cordiaux pour m'avoir facilité, par son bienveillant concours, toutes les opérations manuelles nécessitées par mes expérimentations.

Nous venons de voir que de nombreuses observations tirées de l'étude histologique précédente, tendent à faire admettre une relation étroite entre la structure anatomique et les fonctions des divers organes de la plante, d'un côté, et la répartition et le processus de formation des cristaux d'oxalate de calcium dans les différents tissus de ces mêmes organes, d'un autre côté. Cette même étude nous a permis aussi d'entrevoir que ces cristaux étaient probablement déposés à l'intérieur des cellules, d'une manière définitive.

Les expériences décrites dans ce présent chapitre confirment pleinement cette manière de voir, en démontrant que les plantes étudiées n'utilisent pas ces mêmes cristaux, quand bien même on les prive du principal élément constitutif de l'oxalate de calcium, la chaux ou un sel calcique quelconque.

J'ai, en effet, déplanté, à différents âges à partir de la graine, plusieurs pieds développés en terre de diverses Caryophyllées (1) : *Lychnis dioica*, *L. Githago*, *Dianthus carthusianorum*, *Saponaria Vaccaria*, etc.), au moment où ils étaient pourvus de deux, trois, quatre ou cinq paires de

(1) J'ai tenu, pour cette première série d'expériences, à opérer sur des espèces de la même famille, déjà décrites dans l'étude histologique, afin d'en pouvoir mieux rapprocher les résultats.

feuilles, maintenant les autres pieds en terre pour servir de témoins.

Après en avoir soigneusement lavé les racines, à l'aide d'un pinceau très doux, dans une eau distillée courante, pour les débarrasser complètement des particules solides adhérentes, j'ai cultivé toutes les espèces prélevées, dans une solution nutritive, entièrement dépourvue de produits calciques, de formule suivante :

| | |
|---|---|
| Eau distillée ........................ | 1000 grammes. |
| Nitrate d'ammoniaque ................. | 0gr,500 |
| Sulfate de magnésium ................. | 0gr,250 |
| Phosphate de potassium ............... | 0gr,350 |
| Azotate de potassium ................. | 0gr,350 |
| Sesquioxyde de fer ................... | traces. |

Après divers essais, je me suis arrêté à cette formule dont la composition et les proportions relatives des sels m'ont paru les plus favorables à mes expériences.

Les plantes étudiées ont séjourné dans cette solution pendant une période variant de vingt à cinquante-cinq jours, au bout desquels deux, trois, quatre, cinq ou même six paires de feuilles s'étaient développées au-dessus des premières.

Je dois dire qu'à peine 20 p. 100 des pieds expérimentés survivaient assez de temps pour permettre le développement des quelques autres paires de feuilles, tandis que les autres périssaient, soit pour avoir été blessés dans le courant de l'opération, soit par suite de la décomposition des racines par l'infection accidentelle du milieu nutritif, soit encore pour n'avoir pu longtemps supporter le changement brusque apporté à leur mode de vie habituelle.

Mais l'on peut attribuer une des principales causes de dépérissement à l'absence totale de sel calcique de la solution nutritive car, malgré tous les soins voulus, même parmi les pieds qui ont continué à se développer, aucun n'a survécu plus de soixante jours et n'a pu fleurir.

Et si cette cause est réelle, elle ne donnera que plus de poids aux résultats de ces expériences.

Je ne donnerai d'une façon détaillée que les résultats de quelques espèces, ayant, pour les autres, opéré de la même façon, et obtenu des résultats absolument identiques; je me bornerai donc à les signaler.

### *Lychnis dioica.*

J'en ai semé en pleine terre une certaine quantité de graines.

Lorsque les plantules ont bien développé au-dessus des cotylédons les deux premières paires de vraies feuilles, j'ai commencé à en prélever un premier groupe que je divisais en trois lots :

J'arrêtais la végétation des sujets du *premier lot* pour y étudier la répartition des cristaux à cet âge et la comparer à celle des sujets expérimentés du troisième lot.

*Le deuxième lot* comprenait des plantes maintenues en terre et devant servir de témoins à celles du troisième lot. *Le troisième lot*, enfin, était composé des sujets transportés dans la solution nutritive sans chaux et traités comme je l'ai déjà indiqué plus haut.

Les sujets de ce troisième lot étaient maintenus le plus longtemps possible dans la solution dépourvue de sel calcique et développaient, suivant l'endurance et la vigueur de chaque individu, soit une seule paire, soit deux... et jusqu'à 5 paires de feuilles au-dessus de celles déjà acquises en terre. Chaque plante qui me paraissait devoir succomber était mise dans l'alcool ; à côté d'elle j'en plaçais une de même âge du deuxième lot servant de témoin. Je prélevais ainsi chaque fois du deuxième et troisième lot des échantillons du même âge que je pouvais alors comparer entre eux et avec les plantes du premier lot.

Lorsque les plantules provenant de graines semées en terre avaient développé trois paires de vraies feuilles, j'en

prélevais un deuxième groupe que je répartissais en trois lots, comme pour le premier groupe.

Je prélevais de la même façon un troisième groupe à 4 paires de feuilles; puis un quatrième à 5 paires de feuilles ; et chacun des groupes était divisé en trois lots que je traitais comme je l'ai indiqué pour le premier.

J'expérimentais donc ainsi à quatre âges successifs de la plante et j'avais pour chaque âge ou groupe, *un premier lot*, composé de sujets non expérimentés, arrêtés dans leur développement munis de 2, 3, 4, 5 paires de feuilles suivant les groupes ;

*Un deuxième lot* comprenant les sujets témoins développés en terre parallèlement aux plantes du troisième lot ; et *un troisième lot* de sujets développés, après avoir été déplantés, dans la solution nutritive sans chaux et y maintenus le plus longtemps possible.

A la fin des expériences, le premier groupe m'avait donné à comparer entre eux :

1° Des sujets développés normalement à *deux paires* de vraies feuilles ;

2° Des sujets témoins dont tous les organes avaient été développés normalement en terre et prélevés au même âge que les suivants ;

3° Des sujets expérimentés ayant développé en terre, la racine, les 2 premières paires de vraies feuilles et les entre-nœuds correspondants ; et, pendant leur séjour dans la solution dépourvue de chaux, 1, 2, 3 4 ou 5 paires de nouvelles feuilles.

De la même façon, le deuxième groupe m'avait donné à comparer ;

1° Des sujets normaux à *trois paires* de vraies feuilles ;

2° Des sujets témoins entièrement développés en terre ;

3° Des sujets expérimentés, à racines, 3 paires de vraies feuilles et entre-nœuds correspondants, développés en terre, et 1, 2, 3 paires de nouvelles feuilles dans la solution.

Le troisième groupe :

1° Des sujets normaux à *quatre paires* de vraies feuilles ;

2° Des sujets témoins ;

3° Des sujets expérimentés à racine, 4 paires de feuilles avec entre-nœuds correspondants, développés en terre et 1, 2, etc., paires de nouvelles feuilles, dans la solution.

Le quatrième :

1° Des sujets normaux à *cinq paires* de feuilles ;

2° Des sujets témoins ;

3° Des sujets à racine, 5 entre-nœuds et paires de feuilles développés en terre et 1, 2, etc., paires de nouvelles feuilles dans la solution.

Sans me préoccuper des différences anatomiques ayant pu résulter de causes absolument étrangères à notre sujet, j'ai donc comparé pour chaque groupe, la répartition de l'oxalate de calcium dans les plantes de chaque lot et les résultats ont été identiques.

### Premier groupe.

*Premier lot.* — *Deux paires* de vraies feuilles bien développées au-dessus des cotylédons.

*Racine.* — La structure est très simple et, malgré qu'elle soit très jeune, elle contient quelques cristaux, très rares il est vrai, à l'intérieur du liber.

*Tige.* — Les cristaux sont peu abondants et localisés surtout dans la moelle.

*Feuille.* — Contient aussi quelques cristaux.

*Deuxième lot.* — Les plantes de ce lot (et il en sera de même pour chaque groupe), quoiqu'elles aient été prélevées au même âge que celles du troisième lot, se sont trouvées le plus souvent, plus vigoureuses ; et on le conçoit aisément, car leur végétation n'ayant pas été contrariée par un changement de conditions, elles ont été plus favorisées. J'en ai prélevé à 3, 4 et 5 paires de feuilles, comme pour le lot suivant.

*Racine.* — D'une façon générale, et comme on pouvait s'y attendre, en observant des coupes transversales de cet organe, on trouve des mâcles chez tous les sujets, et la quantité de ces cristaux augmente avec l'âge : rares, nous l'avons vu, chez les plantes à une paire de vraies feuilles, ils deviennent plus nombreux par exemple dans la racine des sujets munis de 5 paires de feuilles que dans le même organe de plantes à 3 paires de feuilles; et les mâcles sont alors localisées, non seulement dans le liber, mais encore entre le liber et le bois.

*Tige.* — Les cristaux augmentent encore dans cet organe avec l'âge ; ils sont plus nombreux dans les entre-nœuds des sujets plus âgés (à 5 paires de feuilles); et tous les entre-nœuds en renferment, localisés surtout dans la moelle.

*Feuille.* — Toutes les feuilles en contiennent ; et dans les plantes à 5 paires de feuilles, ce sont les feuilles basilaires les premières développées et par suite les plus âgées qui en accumulent le plus.

*Troisième lot.* — *Racine.* — Ici, quel que soit l'âge des plantes prélevées, les cristaux sont extrêmement rares, car ceux que nous avons déjà remarqués comme étant rares dans les racines des sujets du premier lot, se trouvent ici disséminés davantage, vu que, après le transfert de la plante de la terre dans la solution nutritive, la racine a continué à se développer sans chaux et n'a pu, par suite, augmenter dans la même proportion le nombre des cristaux déjà formés. Ce n'est donc qu'en apparence, que ce nombre de cristaux, resté le même, semble avoir diminué.

*Tige.* — Seuls les deux premiers entre-nœuds renferment quelques mâcles, provenant du séjour de la plante dans le sol; et ces cristaux que nous avons pourtant vus peu nombreux dans la tige des plantes du premier lot, ont persisté ici, tandis que les entre-nœuds suivants n'en contiennent pas de traces ; que le sujet ait acquis dans la solution sans chaux, 1, 2... et même 5 paires de nouvelles feuilles, le nombre des cristaux reste en moyenne le même et leur

aspect identique. Les cristaux sont moins nombreux ici que dans les entre-nœuds correspondants des plantes du deuxième lot, ce qui ne peut surprendre, si l'on rappelle que dans les plantes du deuxième lot le nombre de ces cristaux ne faisait que croître avec l'âge.

*Feuilles.* — Les feuilles des deux premiers entre-nœuds contiennent autant de cristaux que celles du premier lot; que la plante expérimentée ait développé 1, 2, etc., paires de feuilles au-dessus des premières, les cristaux paraissent de même nombre et de même aspect dans celles-ci, tandis que les suivantes n'en révèlent pas de traces.

Comme on peut s'en rendre compte et quoique les expériences n'aient porté dans ce premier groupe que sur des plantes prélevées très jeunes et ne possédant que deux paires de vraies feuilles, si petit que soit le nombre des cristaux formés durant le séjour de la plante en terre, ces cristaux ne sont pas utilisés par les plantes transportées dans la solution dépourvue de chaux, tandis que leur quantité augmente dans les organes des sujets témoins.

Ces résultats s'accentuent, si c'est possible, dans les groupes suivants ; pour eux les expériences ont porté sur des plantes plus âgées, à 3, 4 et 5 paires de vraies feuilles développées normalement en terre, et ayant par conséquent accumulé de plus en plus d'oxalate dans ces organes.

Les tableaux suivants résument, pour chaque groupe, la répartition comparée des cristaux à la fin des expériences :

2e Groupe. — **Lychnis dioica.**,

*Les sujets expérimentés ont développé 3 paires de feuilles en terre et 1, 2, 3, 4 paires dans la solution sans chaux.*

| | PREMIER LOT | DEUXIÈME LOT | | | | TROISIÈME LOT | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | SUJETS ARRÊTÉS DANS LEUR DÉVELOPPEMENT APRÈS AVOIR ACQUIS EN TERRE 3 PAIRES DE FEUILLES | TÉMOINS A | | | | SUJETS EXPÉRIMENTÉS AYANT ACQUIS DANS LA SOLUTION DÉPOURVUE DE CHAUX : | | | |
| | | 4 paires de feuilles. | 5 paires de feuilles. | 6 paires de feuilles. | 7 paires de feuilles. | 1 paire de feuilles | 2 paires de feuilles. | 3 paires de feuilles. | 4 paires de feuilles. |
| *Racine.* | Oxalate de Ca localisé normalt et en plus gr. quantité que dans les sujets correspondts du premier groupe. | La quantité d'oxalate s'accentue des sujets à 4 paires aux sujets plus âgés à 7 paires de feuilles. | | | | Même quantité *absolue* d'oxalate que dans les sujets du *premier lot.* | Même quantité *absolue* d'oxalate que dans les sujets du *premier lot.* | Même quantité *absolue* d'oxalate que dans les sujets du *premier lot.* | Même quantité *absolue* d'oxalate que dans les sujets du *premier lot.* |
| *Tige.* | Oxalate réparti normalemt dans chacun des 3 entre-nœuds et en plus grande quantité que dans les sujets correspondts du 1er groupe. | Oxalate réparti normalement dans chacun des *quatre* entre-nœuds. | Oxalate réparti normalement dans chacun des *cinq* entre-nœuds. | Oxalate réparti normalement dans chacun des *six* entre-nœuds. | Oxalate réparti normalement dans chacun des *sept* entre-nœuds. | 1er entre-nœud. 2e — 3e — 4e — pas d'oxalate ou très rares cristaux (1). | 1er, 2e, 3e entre-nœud : Oxalate de calcium en *même quantité que dans les sujets du premier lot.* — 4e et 5e ent.-nœud : pas d'oxalate. | 4e, 5e, 6e ent.-nœud : pas d'oxalate. | 4e, 5e, 6e, 7e ent.-nœud : pas d'oxalate. |
| *Feuilles.* | Oxalate réparti normalemt dans chacune des 3 paires de feuilles et en quant. plus grande que dans les sujets correspondts du 1er groupe. | Oxalate réparti normalement dans les *quatre* paires de feuilles. | Oxalate réparti normalement dans les *cinq* paires de feuilles. | Oxalate réparti normalement dans les *six* paires de feuilles. | Oxalate réparti normalement dans les *sept* paires de feuilles. | 1re p. de feuilles. 2e — 3e — 4e p. pas d'oxalate ou très rares cristaux (1). | 1re, 2e, 3e p. : Oxalate en *même quantité que dans les feuilles des sujets du premier lot.* — 4e p., 5e : pas d'oxalate | 4e p., 5e, 6e : pas d'oxalate | 4e p., 5e, 6e, 7e : pas d'oxalate |

(1) Le premier entre-nœud et la première paire de feuilles, développés dans la solution, peuvent présenter quelques rares cristaux provenant de leur dépôt au moment où la plante était en terre et ces organes sous forme de bourgeon terminal. (Cette remarque est générale pour toutes les expérimentations.)

3e Groupe. — **Lychnis dioica**.

*Les sujets expérimentés ont développé 4 paires de feuilles en terre et 2, 3, 4, 5 paires dans la solution sans chaux.*

| | PREMIER LOT | DEUXIÈME LOT | | | | TROISIÈME LOT | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | SUJETS ARRÊTÉS DANS LEUR DÉVELOPPEMENT APRÈS AVOIR ACQUIS EN TERRE 4 PAIRES DE FEUILLES | TÉMOINS A | | | | SUJETS EXPÉRIMENTÉS AYANT ACQUIS DANS LA SOLUTION DÉPOURVUE DE CHAUX : | | | |
| | | 6 paires de feuilles. | 7 paires de feuilles. | 8 paires de feuilles. | 9 paires de feuilles. | 2 paires de feuilles. | 3 paires de feuilles. | 4 paires de feuilles. | 5 paires de feuilles. |
| *Racine.* | Oxalate de Ca localisé normalt en un peu plus gr. quantité que dans les sujets correspts des groupes précédts. | La quantité d'oxalate s'accentue des sujets à 6 paires aux sujets à 9 paires de feuilles. | | | | Même *quantité absolue* d'oxalate que dans les sujets du *premier lot.* | Même *quantité absolue* d'oxalate que dans les sujets du *premier lot.* | Même *quantité absolue* d'oxalate que dans les sujets du *premier lot.* | Même *quantité absolue* d'oxalate que dans les sujets du *premier lot.* |
| *Tige.* | Oxalate réparti normalemt dans chacun des *quatre* entre-nœuds et en plus gr. quantité que dans les sujets correspond. des groupes précédents (1er et 2e). | Oxalate réparti normalement dans chacun des *six* entre-nœuds. | Oxalate réparti normalement dans chacun des *sept* entre-nœuds. | Oxalate réparti normalement dans chacun des *huit* entre-nœuds. | Oxalate réparti normalement dans chacun des *neuf* entre-nœuds. | 1er entre-nœud. 2e — 3e — 4e — } *Oxalate de calcium en même quantité et cristaux de même forme que dans les sujets du premier lot.* 5e 6e } pas d'oxalate. (Tr. rares cristaux dans 5e). | 5e 6e 7e } pas d'oxalate. | 5e 6e 7e 8e } pas d'oxalate. | 5e 6e 7e 8e 9e } pas d'oxalate. |
| *Feuilles.* | Oxalate réparti normalemt dans chacune des *quatre* paires de feuilles et en quantité plus grande que dans les sujets corresp. des groupes précédents (1er et 2e). | Oxalate réparti normalement dans les *six* paires de feuilles. | Oxalate réparti normalement dans les *sept* paires de feuilles. | Oxalate réparti normalement dans les *huit* paires de feuilles. | Oxalate réparti normalement dans les *neuf* paires de feuilles. | 1re p. de feuilles. 2e — 3e — 4e — } *Oxalate en même quantité et cristaux de même forme que dans les feuilles des sujets du premier lot.* 5e 6e } pas d'oxalate. (Tr. rares cristaux dans 5e). | 5e 6e 7e } pas d'oxalate. | 5e 6e 7e 8e } pas d'oxalate. | 5e 6e 7e 8e 9e } pas d'oxalate. |

4e Groupe. — **Lychnis dioica.**

*Les sujets expérimentés ont développé 5 paires de feuilles en terre et 2, 3, 4, 5 paires dans la solution sans chaux.*

| | PREMIER LOT | TROISIÈME LOT | | | | TROISIÈME LOT | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | SUJETS ARRÊTÉS DANS LEUR DÉVELOPPEMENT APRÈS AVOIR ACQUIS EN TERRE 5 PAIRES DE FEUILLES | TÉMOINS A | | | | SUJETS EXPÉRIMENTÉS AYANT ACQUIS DANS LA SOLUTION DÉPOURVUE DE CHAUX : | | | |
| | | 7 paires de feuilles. | 8 paires de feuilles. | 9 paires de feuilles. | 10 paires de feuilles. | 2 paires de feuilles. | 3 paires de feuilles. | 4 paires de feuilles. | 5 paires de feuilles. |
| *Racine.* | Oxalate réparti normalement. | Oxalate réparti normalement. | | | | Même quantité *absolue* d'oxalate que dans les sujets du *premier lot.* | | | |
| *Tige.* | Oxalate réparti normalement dans chacun des *cinq* entre-nœuds. | Oxalate réparti normalement dans chacun des *sept* entre-nœuds. | Oxalate réparti normalement dans chacun des *huit* entre-nœuds. | Oxalate réparti normalement dans chacun des *neuf* entre-nœuds. | Oxalate réparti normalement dans chacun des *dix* entre-nœuds. | 1er entre-nœud.<br>2e —<br>3e —<br>4e —<br>5e —<br>6e (tr. r. crist.)<br>7e (pas d'oxal.) | (1er à 5e entre-nœud) Oxalate de calcium en *même quantité* et *cristaux de même forme* que dans les *sujets du premier lot.*<br>6e, 7e, 8e : pas d'oxalate. | 6e, 7e, 8e, 9e : pas d'oxalate. | 6e, 7e, 8e, 9e, 10e : pas d'oxalate. |
| *Feuilles.* | Oxalate réparti normalement dans chacune des *cinq* paires de feuilles. | Oxalate réparti normalement dans chacune des *sept* paires de feuilles. | Oxalate réparti normalement dans chacune des *huit* paires de feuilles. | Oxalate réparti normalement dans chacune des *neuf* paires de feuilles. | Oxalate réparti normalement dans chacune des *dix* paires de feuilles. | 1re p. de feuilles.<br>2e —<br>3e —<br>4e —<br>5e —<br>6e (tr. r. crist.)<br>7e pas d'oxal. | (1re à 5e p. de feuilles) Oxalate en *même quantité* et *cristaux de même forme* que dans les feuilles des *sujets du premier lot.*<br>6e, 7e, 8e : pas d'oxalate. | 6e, 7e, 8e, 9e : pas d'oxalate. | 6e, 7e, 8e, 9e, 10e : pas d'oxalate. |

Par la simple lecture de ces tableaux, on constate donc : d'abord, que pour les plantes développées en terre, la quantité générale d'oxalate de calcium accumulée augmente avec l'âge ; et que toujours, pour *tous les groupes*, les organes développés en terre des sujets du troisième lot, après un séjour plus ou moins longtemps prolongé dans la solution sans chaux, contiennent la même quantité de cristaux que les organes de même ordre des sujets du premier lot ; ce qui revient à dire que cette quantité demeure toujours la même dans les organes développés en terre, même après que la plante a été transportée, quel que soit son âge, dans une solution nutritive dépourvue de chaux, et quelle que soit la durée de son séjour dans cette solution.

### *Dianthus carthusianorum.*

J'ai traité exactement de la même façon, des jeunes plantes issues de graines semées en terre, de *Dianthus carthusianorum*.

Nous avons vu dans la description de la répartition de l'oxalate de calcium, que cette espèce ne renfermait pas de cristaux dans la racine ; à la fin des expériences, la comparaison des sujets de chacun des lots dans chaque groupe, en a été d'autant plus facilitée et n'a donc porté que sur les entrenœuds et les feuilles. Les résultats ayant été identiques dans tous les groupes, je me contenterai de donner par le tableau suivant, la comparaison des sujets du deuxième groupe, qui m'ont donné, pour cette espèce, les meilleurs résultats.

**Dianthus carthusianorum.**

2e Groupe.

*Les sujets expérimentés ont développé 3 paires de feuilles en terre et 2, 3, 4, 5 paires dans la solution sans chaux.*

| | PREMIER LOT | DEUXIÈME LOT | | | | TROISIÈME LOT | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | SUJETS ARRÊTÉS DANS LEUR DÉVELOPPEMENT APRÈS AVOIR ACQUIS 3 PAIRES DE FEUILLES | TÉMOINS A | | | | SUJETS EXPÉRIMENTÉS AYANT ACQUIS DANS LA SOLUTION SANS CHAUX : | | | |
| | | 5 paires de feuilles. | 6 paires de feuilles. | 7 paires de feuilles. | 8 paires de feuilles. | 2 paires de feuilles. | 3 paires de feuilles. | 4 paires de feuilles. | 5 paires de feuilles. |
| *Tige.* | Oxalate réparti normalemt dans chacun des 3 entre-nœuds et en plus grande quantité que dans les sujets correspondants du *premier* groupe. | Oxalate réparti normalement dans chacun des *cinq* entre-nœuds. | Oxalate réparti normalement dans chacun des *six* entre-nœuds. | Oxalate réparti normalement dans chacun des *sept* entre-nœuds. | Oxalate réparti normalement dans chacun des *huit* entre-nœuds. | 1re pre de feuilles, 2e —, 3e — : Oxalate en *même quantité* et *cristaux de même forme* que dans les *sujets du premier lot*. 4e — : Cristaux très rares. 5e pas d'oxalate. | 5e, 6e : pas d'oxalate. | 5e, 6e, 7e : pas d'oxalate. | 5e, 6e, 7e, 8e : pas d'oxalate. |
| *Feuilles.* | Oxalate réparti normalemt dans chacune des 3 paires de feuilles, en plus grande quantité que dans les sujets correspondants du *premier* groupe. | Oxalate réparti normalement dans chacune des *cinq* paires de feuilles. | Oxalate réparti normalement dans chacune des *six* paires de feuilles. | Oxalate réparti normalement dans chacune des *sept* paires de feuilles. | Oxalate réparti normalement dans chacune des *huit* paires de feuilles. | 1er entre-nœuds, 2e —, 3e — : Oxalate en *même quantité* et *cristaux de même forme* que dans les *sujets du premier lot*. 4e — : Cristaux très rares. 5e pas d'oxalate. | 5e, 6e : pas d'oxalate. | 5e, 6e, 7e : pas d'oxalate. | 5e, 6e, 7e, 8e : pas d'oxalate. |

Ici donc encore, les cristaux d'oxalate développés pendant le séjour du sujet en terre, ne sont pas utilisés, quand ce même sujet est transporté et séjourne plus ou moins longtemps dans la solution sans chaux.

### *Saponaria Vaccaria.*

Cette espèce, comme l'espèce type étudiée *Saponaria officinalis*, localise dans presque tous ses organes, à l'état normal, des cristaux d'oxalate de calcium.

A la suite d'expériences faites de la même façon que pour les deux espèces précédentes, la comparaison des sujets prélevés, des sujets témoins et des sujets expérimentés, m'a donné pour tous les groupes les mêmes résultats : même quantité et même aspect des cristaux dans les parties de la plante développées en terre, avant et après le transport et le séjour des sujets dans la solution dépourvue de sel calcique ; et pas de cristaux dans les parties supérieures développées pendant que les plantes ont séjourné dans la solution nutritive sans chaux. Par conséquent, ici encore, les cristaux n'ont pas été utilisés pour le développement de nouveaux entre-nœuds et de nouvelles feuilles, lorsque la plante a été mise dans la nécessité de vivre et se développer avec des aliments dépourvus de sels calciques, et cela, que le nombre des entre-nœuds et des nouvelles paires de feuilles ait été de 2, 3, 4 ou 5.

Mes expériences ont porté sur d'autres espèces encore : *Lychnis Githago*, *Saponaria officinalis*, *Tunica saxifraga*, *Gypsophila elegans*, etc., etc., toutes prises parmi les Caryophyllées. Les résultats obtenus ont été absolument identiques pour toutes ; et les différences n'ont porté que sur le développement plus ou moins considérable de la plante, pour chacune des espèces, après son transport dans la solution sans chaux ; différences qui ont tenu en général à l'endurance inhérente à chaque espèce et même à chaque individu ; c'est ainsi que *Lychnis Githago*

et *Saponaria Vaccaria* ont donné des sujets qui ont supporté le plus longtemps le changement de milieu et ont par suite pu développer, suivant les individus, 3, 4, 5, et quelquefois 6 paires de nouvelles feuilles.

## RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

J'ai donc déplanté plusieurs pieds de diverses Caryophyllées (*Lychnis dioica*, *Lichnis Githago*, *Dianthus carthusianorum*, *Saponaria officinalis*, etc.), au moment où ils étaient pourvus de 2, 3, 4 ou 5 paires de feuilles, et, après avoir soigneusement lavé les racines à l'eau distillée pour les débarrasser des particules solides adhérentes, je les ai cultivées dans une solution nutritive dépourvue de produits calciques. Les plantes ont séjourné dans cette solution pendant vingt à cinquante-cinq jours, au bout desquels 2, 3, 4, 5 ou même 6 autres paires de feuilles s'étaient développées au-dessus des premières, suivant l'endurance des sujets. En pratiquant alors des coupes à travers les différentes feuilles, on constate que celles de la partie supérieure sont dépourvues complètement d'oxalate de calcium, tandis que les feuilles basilaires, différenciées pendant le séjour du sujet dans la terre, renferment des mâcles de même nombre et de même dimension que les feuilles des plantes développées dans des conditions normales.

La même remarque s'applique aux parties supérieure et basilaire de la tige.

Les cristaux d'oxalate de calcium n'ont donc pas été utilisés par la plante lorsqu'elle a été privée de chaux par son transfert d'un milieu calcique dans un autre milieu non calcique.

Ces expériences autorisent par suite à considérer les cristaux d'oxalate de calcium, non comme un produit de réserve, puisqu'ils n'ont pas été utilisés quand la plante s'est trouvée en avoir le plus besoin, mais bien comme un produit d'excrétion.

Les indications déjà fournies par l'étude histologique se trouvent donc ainsi confirmées.

Mes expériences pourraient ne pas paraître convaincantes, car on pourrait objecter que si le sujet, transporté de la terre dans un milieu non calcique, n'a pas utilisé les cristaux d'oxalate de calcium, c'est moins parce que ces cristaux constituent un produit d'excrétion et par suite inutile, que parce que la plante a trouvé en elle-même une quantité de chaux suffisante, puisée durant son séjour dans la terre et contenue sous une autre forme quelconque, soit dans sa sève brute, soit même dans ses cellules et que par suite la plante n'avait pas à décomposer les mêmes cristaux pour les utiliser comme aliment.

Cette objection pourrait, à la rigueur, être prise en considération, à l'égard des plantes expérimentées n'ayant séjourné dans la solution dépourvue de chaux que le peu de temps nécessaire au développement d'une seule ou même de deux paires de nouvelles feuilles ; il serait en effet très possible que ces plantes, ayant trouvé en elles-mêmes la quantité de chaux, si petite fût-elle, nécessaire à leur développement, n'aient pas utilisé les cristaux d'oxalate de calcium ; mais l'objection n'est plus sérieuse lorsqu'il s'agit de plantes ayant développé 3, 4, 5 et quelquefois même 6 paires de nouvelles feuilles (avec les entre-nœuds correspondants), pendant leur séjour dans une solution nutritive sans chaux, surtout si l'on considère les résultats des expériences qui ont porté sur de très jeunes plantes n'ayant développé en terre que 2 paires de vraies feuilles, et n'ayant pu par suite accumuler de la chaux qu'en infime quantité, sous une autre forme que l'oxalate de calcium ; dans ce cas, en effet, s'il n'est pas invraisemblable que la plante ait pu trouver en elle-même assez de chaux pour le développement et le bon fonctionnement physiologique de 1 ou 2 nouvelles paires de feuilles, il devient difficile et même impossible de croire que cette même infime quantité ait pu suffire pour le développement des 4 autres paires de

feuilles suivantes, et le dépérissement de toutes les plantes expérimentées en est d'ailleurs une preuve manifeste.

Nous verrons, en effet, dans le chapitre suivant, que l'assimilation, faible pour des plantes ne disposant que d'une faible proportion de chaux, devient normale lorsque cette proportion atteint dans la solution nutritive un minimum (variable suivant l'espèce), nécessaire à assurer le bon fonctionnement physiologique de la plante.

Or dans le cas actuel, la plante transportée dans un milieu sans chaux, a certainement épuisé cette proportion, tout au moins après avoir différencié la première ou même la deuxième nouvelle paire de feuilles, et cela surtout s'il s'agit des plus jeunes plantes; les nouvelles autres paires de feuilles apparues se sont trouvées par suite dans de mauvaises conditions de développement et, malgré cela, la plante n'a pas eu recours aux cristaux accumulés pendant son séjour dans la terre.

Donc et pour conclure d'une façon définitive : la plante, n'ayant pas utilisé les cristaux d'oxalate de calcium, lorsqu'elle a été mise dans la nécessité de vivre et de développer de nouveaux organes dans un milieu dépourvu de l'un des éléments nécessaires à assurer son bon développement, on ne peut pas considérer l'oxalate de calcium comme un produit mis en réserve, mais plutôt comme un produit rejeté d'une façon définitive.

A la suite de ces expériences, j'ai été incidemment amené à penser qu'il devait être possible d'obtenir des plantes dépourvues entièrement de ces cristaux, qui normalement en possèdent toujours.

C'est en effet ce que j'ai pu vérifier ; pour cela j'ai dû partir de la graine : j'en ai fait germer deux lots, de diverses espèces de Caryophyllées : *Lychnis dioica*, *L. Githago*, *Saponaria officinalis*, *S. Vaccaria*, *Dianthus carthusianorum*, etc., l'un en pleine terre, dans des conditions normales par conséquent ; l'autre dans la solution sans sels de chaux, de même formule que celle dont je me suis servi dans

les expériences précédentes. J'obligeais donc ainsi des plantes, qui normalement accumulent considérablement de l'oxalate de calcium, à se développer dans un milieu d'où était exclu l'élément indispensable à la formation de ces cristaux.

Je dois d'abord dire que ces plantes n'ont pas été bien loin dans leur développement, et que 80 p. 100 environ des germinations périssaient dès l'apparition de la deuxième ou troisième paire de feuilles; des 20 autres, je n'en ai jamais pu obtenir qui aient possédé plus de 4 ou quelquefois 5 paires de feuilles. En comparant les plantules des deux lots au moment où elles avaient 4 ou 5 paires de feuilles, j'ai constaté que, tandis que les feuilles, la tige et quelquefois la racine des plantules du premier lot renfermaient des cristaux d'oxalate de calcium localisés d'une façon normale, les mêmes organes des plantes du deuxième lot n'en contenaient aucune trace. Les graines de ces plantes ayant pu se développer jusqu'à un certain âge dans un milieu dépourvu de sels de chaux, il était de toute évidence qu'à l'observation microscopique, l'on n'y devait pas rencontrer de cristaux d'oxalate de calcium.

Sans vouloir sortir du cadre général de ce travail, la question nous intéresse de savoir pourquoi ces plantes n'ont pu aller, dans leur développement, au delà de la quatrième ou cinquième, et très rarement de la sixième paire de feuilles.

Est-ce parce qu'elles n'ont pu, privées de chaux, former des cristaux d'oxalate de calcium et par suite neutraliser l'acide oxalique et empêcher la production d'oxalate de potasse, toxique pour la plante? C'est là, nous l'avons vu, l'opinion de plusieurs auteurs, parmi lesquels Böhm, Schimper et Groom. Ou bien encore : est-ce tout simplement parce qu'elles ont été privées de la quantité de chaux nécessaire à assurer le bon fonctionnement de leurs conditions biologiques?

C'est ce que nous révèleront peut-être les résultats expérimentaux à la fin du chapitre suivant.

## CHAPITRE III

### SUR LA RAISON UTILE DE LA FORMATION DES CRISTAUX D'OXALATE DE CALCIUM.

A la suite de l'étude anatomique et histologique, se posait la question de savoir si l'oxalate de calcium était un produit de réserve ou un produit d'excrétion.

Si les expériences du précédent chapitre nous avaient conduit à admettre que ces cristaux constituaient un produit de réserve, du même coup était résolue la question définitive du rôle de l'oxalate de calcium ; rôle qui eût été, une fois déposé, de servir, en cas de besoin, d'aliment à la plante; soit que cette plante l'eût utilisé à contribuer au développement de nouveaux organes, soit qu'elle eût retrouvé dans ces mêmes cristaux, dans le cas où le milieu en eût été dépourvu, les éléments utiles à sa constitution ou à son bon fonctionnement physiologique.

Au contraire, nous venons de voir que la plante n'utilisait pas ces cristaux, même lorsqu'elle ne pouvait trouver qu'en eux l'élément utile, dont était dépourvu le milieu dans lequel on les obligeait à continuer leur végétation.

La question se posait alors, puisque l'oxalate de calcium, accumulé par beaucoup de plantes dans des conditions de vie normale, ne constituait pas un produit de réserve, de savoir quelle était la raison utile de la formation de ces cristaux, quel en était le rôle. Tout d'abord, le rejet définitif de ces cristaux par la sève élaborée, indique que la plante, en les formant, se débarrasse d'un élément qui lui est nuisible ou tout au moins inutile ; cet élément, quel est-il?

Est-ce l'acide oxalique?

Est-ce la chaux?

Ayant pu obtenir des plantes entièrement dépourvues d'oxalate de calcium, j'ai pensé qu'en faisant développer

plusieurs séries de ces plantes dans des solutions convenables, contenant des proportions graduées de nitrate de chaux, en partant de quantités suffisamment faibles pour empêcher la formation des cristaux, jusqu'aux suffisamment fortes pour en permettre un dépôt appréciable, je pouvais rechercher et savoir, au moins pour l'espèce expérimentée :

1° Dans quelle proportion la chaux était le plus favorable au meilleur fonctionnement physiologique de la plante. En effet et *a priori*, sachant qu'une plante ne se développait pas très longtemps dans une solution dépourvue de sels de chaux, il était logique de supposer que les fonctions physiologiques s'opéraient mal dans cette plante; tandis qu'elles devaient s'effectuer dans des conditions de meilleures en meilleures si on lui donnait le sel de chaux lui faisant défaut, dans des proportions de plus en plus grandes, jusqu'à un certain point à partir duquel ces fonctions devaient probablement demeurer normales et constantes (1).

2° A quelle proportion de chaux correspondait le moment où apparaissaient dans la plante les premiers cristaux d'oxalate de calcium.

Ces deux points élucidés, j'ai pensé que je pouvais savoir par suite, si à la formation plus abondante des cristaux correspondaient les meilleures fonctions physiologiques pour la plante; et c'est là le point important de la question qui pouvait me donner la solution cherchée : car si les fonctions physiologiques s'opèrent le mieux dans la plante qui rejette le plus de cristaux, on ne pourra alors nier l'influence de la formation de l'oxalate de calcium sur le développement et le bon fonctionnement physiologique de la plante; dans ce cas, en effet, il deviendrait évident

(1) Ces considérations, quoique paraissant sortir du cadre de mon travail, étaient cependant indispensables à envisager, car elles sont, comme on le verra d'ailleurs par la suite, intimement liées à la question principale faisant l'objet de ce travail (celle de l'Oxalate de Calcium).

que tant que la chaux nécessaire à neutraliser tout l'acide oxalique nuisible, n'était pas en assez grande proportion dans la solution nutritive, le développement de la plante ne se faisait pas dans de bonnes conditions: cette proportion atteinte, l'acide oxalique nuisible aura pu être neutralisé sous forme de cristaux d'oxalate de calcium et la plante se développer normalement. Il sera par suite permis de croire que le but de la formation de ces cristaux est de neutraliser l'acide oxalique. Si, au contraire, ces mêmes fonctions physiologiques commencent à s'opérer le mieux, dès avant l'apparition des cristaux, il sera permis de supposer que la formation d'oxalate n'influe pas sur le développement de la plante et son bon fonctionnement physiologique, par le rejet d'acide oxalique; et il semble qu'il faudra rechercher ailleurs que dans la neutralisation de l'acide oxalique, la raison utile de la formation des cristaux.

## I. — Expériences.

J'ai donc cultivé différentes espèces de plantes appartenant à des familles variées (1), dans une solution nutritive mère contenant des proportions graduées de nitrate de chaux, variant de 0$^{gr}$, 01 à 0$^{gr}$, 50 p. 1000.

J'aurais bien conservé la formule qui m'a servi dans mes expériences précédentes, si je n'avais constaté que quelques petites modifications apportées dans les proportions de quelques sels entrant dans sa composition, la rendaient plus favorable au développement des plantes.

La voici transformée et améliorée :

| | |
|---|---|
| Eau distillée.............................. | 1000 grammes. |
| Nitrate d'ammoniaque................ | 0,400 |
| Sulfate de magnésium................ | 0,250 |
| Phosphate de potassium.............. | 0,400 |
| Azotate de potassium ................ | 0,250 |
| Sesquioxyde de fer.................... | traces. |

(1) J'ai tenu, pour ces dernières expériences, à opérer sur des espèces appartenant à des familles variées, de façon à pouvoir être mieux autorisé à généraliser les résultats.

On peut remarquer, en la comparant à la précédente, que j'ai réduit la proportion des azotates, que j'ai trouvée ainsi suffisante, et augmenté celle du phosphate comme étant très utile, tout en maintenant à peu près la même dans sa totalité celle des composés potassiques ; les plantes m'ont paru beaucoup mieux s'accommoder de cette solution ainsi transformée. Parmi les plantes sur lesquelles ont porté mes expériences, je ne parlerai que de celles qui m'ont donné des résultats complets : le Sarrasin, le Ricin, *Lychnis dioica*, *L. Githago* à partir de la graine et *Begonia* cultivé par bouture ; de même que cela se produit quand il s'agit de n'importe quelle bouture, dans le cas du *Begonia*, étant données les conditions anormales dans lesquelles elles se sont trouvées, leur développement a été particulièrement capricieux et inégal ; j'en mentionnerai quand même les résultats généraux, car ils m'ont semblé satisfaisants.

J'ai fait neuf lots de graines ou boutures de chaque espèce, cultivant le premier lot dans la solution mère dépourvue de produit calcique, les huit autres lots dans cette même solution contenant :

| | Nitrate de chaux. |
|---|---|
| | gr. |
| Pour le deuxième lot | 0,01 |
| — troisième lot | 0,02 |
| — quatrième lot | 0,05 |
| — cinquième lot | 0,10 |
| — sixième lot | 0,15 |
| — septième lot | 0,20 |
| — huitième lot | 0,30 |
| — neuvième lot | 0,50 |

Afin d'avoir dans la solution de chaque lot les proportions rigoureusement indiquées, j'avais préparé une solution concentrée de ce sel à 10 grammes pour 1000 : 1 centimètre cube de cette dernière solution correspondait donc 0 gr. 01 de nitrate; je n'avais donc qu'à verser, à l'aide d'une pipette, pour la solution du premier lot, autant de centimètres cubes que j'en préparais de litres ; pour le

deuxième lot, autant de fois 2 centimètres cubes que de litres et ainsi de suite pour chaque lot.

Au moins chaque semaine, je prenais soin de renouveler la solution des sujets de tous les lots.

Les plantes de tous les lots étaient placées dans des conditions absolument identiques d'éclairement, d'état hygrométrique, de température, etc., de telle sorte que seule la proportion de nitrate de chaux était le facteur variable pour les plantes de chaque lot. On pouvait donc attribuer à cette dernière cause et à cette cause seule, les différentes intensités du phénomène assimilatoire, obtenues pour les plantes de chaque lot. Comme je m'y attendais, dans chaque lot, et au moins pour les premiers lots, les plantes ont présenté au même âge, un développement différent; c'est ainsi que, d'une façon générale, les plantes du premier lot se développaient assez mal et que l'aspect général des sujets était meilleur d'un lot au lot suivant, à mesure que la proportion de nitrate de chaux augmentait; et tandis que certaines espèces telles que *Lychnis Githago* et le Sarrasin, tout en se trouvant dans de mauvaises conditions, enduraient très longtemps le séjour dans la solution mère sans chaux (premier lot), les plantules du Ricin dépérissaient dans les quatre premiers lots, malgré le renouvellement fréquent des expériences, après l'apparition des premières vraies feuilles.

De sorte que, pour les premières espèces je pouvais, lorsqu'elles avaient acquis un développement suffisant, étudier et comparer l'assimilation résultante des sujets de chaque lot; alors que pour le Ricin, je ne pouvais convenablement expérimenter que sur les plantes des cinquième, sixième, septième, huitième et neuvième lots. Les résultats généraux ont d'ailleurs été concordants; et, comme on le verra, cette inégalité, dans le développement relatif des sujets de chaque espèce, sera expliquée par les différences dans la quantité de chaux nécessaire au développement normal de la plante, pour chaque espèce.

J'ai opéré sur des feuilles détachées ou des fragments de feuilles, lorsque les feuilles étaient trop grandes, et l'expérience n'a jamais duré plus de vingt à vingt-six minutes. Il est reconnu que cette précaution prise, les feuilles se comportent comme si elles étaient en place ; d'ailleurs j'opérais pour chaque espèce de la même façon et toutes choses égales, sur les plantes de tous les lots ; les résultats étaient donc comparables pour chaque série d'expériences.

Voici, pour chaque espèce, les résultats obtenus :

### *Lychnis Githago.*

Au bout de cinquante-deux jours, les sujets des huit premiers lots étaient généralement en excellent état et suffisamment développés ; seules toutes les plantules du neuvième lot n'avaient pas survécu au delà de vingt à vingt-cinq jours ; la proportion de chaux (0gr,50 p. 1000) s'est-elle trouvée nuisible au développement de cette espèce ? c'est très possible, car tous les sujets de ce lot présentaient d'assez bonne heure tous les caractères de la chlorose, produite souvent, comme on le sait, sur bon nombre de plantes, par un milieu trop calcique ; et il ne faut pas perdre de vue qu'ici la proportion de 0gr,50 p. 1000, tout en paraissant très modérée, est relativement très élevée, surtout si l'on songe qu'elle se trouve sous forme dissoute, et par suite directement absorbable dans cette proportion par les racines de la plante.

Les sujets du premier lot, tout en étant bien portants, présentaient un développement moindre que ceux du deuxième lot ; et ces derniers, un développement moindre que les suivants du troisième lot.

A partir du troisième lot, le développement paraissait sensiblement égal pour toutes les plantes des lots suivants ; d'ailleurs, dans tous ces derniers lots, les sujets qui n'ont pas été prélevés pour permettre l'étude de la répartition de l'oxalate de calcium rapportée à l'expérimentation physio-

logique et aux proportions de nitrate de chaux, sont parvenus dans leur développement, jusqu'à la fleur.

Expériences du 5 aout 1903 sur *Lychnis Githago*.

[Durée, 26 minutes. Soleil. Température, 21°.]

| | | % | |
|---|---|---|---|
| N° 1 (1er lot)....... | Air initial... $CO^2$ = | 7,26 | $CO^2$ décomposé = 1,06 |
| | Air final .... $CO^2$ = | 6,20 | |
| N° 2 (2e lot)........ | Air initial... $CO^2$ = | 7,20 | $CO^2$ décomposé = 1,245 |
| | Air final .... $CO^2$ = | 5,955 | |
| N° 3 (3e lot)....... | Air initial... $CO^2$ = | 7,02 | $CO^2$ décomposé = 1,07 |
| | Air final .... $CO^2$ = | 5,95 | |
| N° 4 (4e lot)........ | Air initial... $CO^2$ = | 7,00 | $CO^2$ décomposé = 0,97 |
| | Air final .... $CO^2$ = | 6,03 | |
| N° 5 (5e lot)........ | Air initial... $CO^2$ = | 6,97 | $CO^2$ décomposé = 1,23 |
| | Air final .... $CO^2$ = | 5,74 | |
| N° 6 (6e lot)....... | Air initial... $CO^2$ = | 9,62 | $CO^2$ décomposé = 2,09 |
| | Air final .... $CO^2$ = | 7,53 | |
| N° 7 (7e lot)........ | Air initial... $CO^2$ = | 9,81 | $CO^2$ décomposé = 2,53 |
| | Air final .... $CO^2$ = | 7,28 | |
| N° 8 (8e lot)........ | Air initial... $CO^2$ = | 9,54 | $CO^2$ décomposé = 3,99 |
| | Air final.... $CO^2$ = | 5,55 | |
| N° 9 (9e lot)........ | Les sujets ont péri. | | |

RÉSULTATS.

| | Volume d'air. | Surface de la feuille. | $CO^2$ décomposé par centim. carré. |
|---|---|---|---|
| | cm³ | cm² | cm³ |
| N° 1........ | 7,340 | 1,62 | $\frac{1,06 \times 7,34}{100 \times 1,62} = 0,0480$ |
| N° 2........ | 9,852 | 2,35 | $\frac{1,245 \times 9,852}{100 \times 2,35} = 0,0521$ |
| N° 3........ | 7,326 | 1,80 | $\frac{1,07 \times 7,326}{100 \times 1,80} = 0,0538$ |
| N° 4........ | 10,451 | 2,216 | $\frac{0,97 \times 10,451}{100 \times 2,216} = 0,0566$ |
| N° 5........ | 10,864 | 2,31 | $\frac{1,23 \times 10,864}{100 \times 2,31} = 0,0681$ |
| N° 6........ | 9,550 | 3,76 | $\frac{2,09 \times 9,550}{100 \times 3,76} = 0,0651$ |
| N° 7........ | 8,750 | 3,92 | $\frac{2,53 \times 8,75}{100 \times 3,92} = 0,0699$ |
| N° 8........ | 6,900 | 5,05 | $\frac{4 \times 6,9}{100 \times 5,05} = 0,0677$ |

Ces chiffres indiquent pour cette espèce, une assimilation dont l'intensité augmente, depuis le premier lot (solution dépourvue de chaux) jusqu'au cinquième lot (solution à $0^{gr},10$ p. 1000 de nitrate de chaux), à partir duquel elle se maintient à peu près constante pour les lots suivants, dont les solutions respectives renferment des proportions de plus en plus grandes de ce sel. On peut, pour éliminer les coefficients individuels des feuilles, prendre pour ces derniers lots un chiffre moyen, ce qui ramène la constante à $0^{cm^3},0677$.

Il existe donc pour cette espèce, une proportion minima de nitrate de chaux pour laquelle l'assimilation chlorophyllienne est la meilleure, et cette proportion est comprise entre $0^{gr},05$ p. 1000 (quatrième lot) et $0^{gr},10$ p. 1000 (cinquième lot), mais beaucoup plus voisine de $0^{gr},10$, si l'on compare les résultats du quatrième et du cinquième lot.

*Lychnis dioica.*

Au bout de cinquante-six jours, les plantes de tous les lots ont pu être physiologiquement comparées dans cette espèce ; les sujets du premier lot se sont cependant moins bien développés que les sujets correspondants de l'espèce précédente ; par contre, les sujets du neuvième lot se sont très bien comportés.

A partir du quatrième lot, tous les sujets non prélevés ont pu fleurir.

J'ai opéré, ici encore, sur des feuilles détachées de même âge, pour tous les lots.

EXPÉRIENCES DU 9 AOUT 1903 SUR *Lychnis dioica*

[Durée, 20 minutes. Soleil. Température, 21°.]

| | | % | |
|---|---|---|---|
| N° 1. | Air initial....... | $CO^2$ = 8,56 | $CO^2$ décomposé = 0,50 |
| | Air final........ | $CO^2$ = 8,06 | |
| N° 2. | Air initial....... | $CO^2$ = 8,65 | $CO^2$ décomposé = 1,06 |
| | Air final........ | $CO^2$ = 7,59 | |
| N° 3. | Air initial....... | $CO^2$ = 8,52 | $CO^2$ décomposé = 1,90 |
| | Air final........ | $CO^2$ = 6,62 | |
| N° 4. | Air initial....... | $CO^2$ = 8,78 | $CO^2$ décomposé = 1,53 |
| | Air final........ | $CO^2$ = 7,25 | |
| N° 5. | Air initial....... | $CO^2$ = 8,76 | $CO^2$ décomposé = 1,96 |
| | Air final........ | $CO^2$ = 6,80 | |
| N° 6. | Air initial....... | $CO^2$ = 8,35 | $CO^2$ décomposé = 1,62 |
| | Air final........ | $CO^2$ = 6,73 | |
| N° 7. | Air initial....... | $CO^2$ = 8,47 | $CO^2$ décomposé = 1,73 |
| | Air final........ | $CO^2$ = 6,74 | |
| N° 8. | Air initial....... | $CO^2$ = 8,54 | $CO^2$ décomposé = 2,20 |
| | Air final........ | $CO^2$ = 6,34 | |
| N° 9. | Air initial....... | $CO^2$ = 8,61 | $CO^2$ décomposé = 2,31 |
| | Air final........ | $CO^2$ = 6,30 | |

RÉSULTATS.

| | Volume d'air. | Surface de la feuille. | $CO^2$ décomposé par centim. carré. |
|---|---|---|---|
| | cm3 | cm2 | cm3 |
| N° 1........ | 7,730 | 3,17 | $\frac{0,50 \times 7,73}{100 \times 3,17} = 0,0122$ |
| N° 2........ | 7,800 | 3,12 | $\frac{1,06 \times 7,8}{100 \times 3,12} = 0,0265$ |
| N° 3........ | 9,600 | 6,61 | $\frac{1,9 \times 9,6}{100 \times 6,61} = 0,0276$ |
| N° 4........ | 10,500 | 5,17 | $\frac{1,53 \times 10,5}{100 \times 5,17} = 0,0312$ |
| N° 5........ | 10,150 | 4,97 | $\frac{1,96 \times 10,15}{100 \times 4,97} = 0,0400$ |
| N° 6........ | 9,500 | 3,43 | $\frac{1,62 \times 9,5}{100 \times 3,43} = 0,0450$ |
| N° 7........ | 11,200 | 4,20 | $\frac{1,73 \times 11,2}{100 \times 4,2} = 0,0461$ |
| N° 8........ | 10,800 | 5,19 | $\frac{2,20 \times 10,8}{100 \times 5,19} = 0,0457$ |
| N° 9........ | 11,500 | 5,62 | $\frac{2,31 \times 11,5}{100 \times 5,62} = 0,0472$ |

L'assimilation à peu près constante des quatre derniers lots donne comme chiffre moyen :

$$\frac{0,0450+0,0461+0,457+0,0472}{4}=0,0460.$$

La marche générale de l'assimilation dans cette espèce, est la même que dans l'espèce précédente, avec cette particularité qu'ici, l'intensité du phénomène devient constante à partir du sixième lot($0^{gr},15$, p. 1000 de nitrate de chaux); ce qui revient à dire que, chez *Lychnis dioica*, la proportion de nitrate de chaux pour laquelle l'assimilation chlorophyllienne se fait le mieux, est comprise entre $0^{gr},10$ et $0^{gr},15$ pour 1000; par conséquent, plus élevée que chez *L. Githago*.

## *Sarrasin.*

Seuls, les sujets du premier lot n'ont pas fleuri. L'assimilation a été étudiée ici sur des feuilles de plantes tout à fait adultes.

EXPÉRIENCES DU 6 SEPTEMBRE 1903 SUR LE SARRASIN.

[Durée, 20 minutes. Soleil. Température, 22°.]

| | | | |
|---|---|---|---|
| N° 1. | Air initial....... | $CO^2$ = 9,79 | $CO^2$ décomposé = 0,76 |
| | Air final........ | $CO^2$ = 9,03 | |
| N° 2. | Air initial....... | $CO^2$ = 9,77 | $CO^2$ décomposé = 1,04 |
| | Air final........ | $CO^2$ = 8,73 | |
| N° 3. | Air initial....... | $CO^2$ = 9,78 | $CO^2$ décomposé = 1,83 |
| | Air final........ | $CO^2$ = 7,95 | |
| N° 4. | Air initial....... | $CO^2$ = 9,81 | $CO^2$ décomposé = 2,18 |
| | Air final........ | $CO^2$ = 7,63 | |
| N° 5. | Air initial....... | $CO^2$ = 9,78 | $CO^2$ décomposé = 2,42 |
| | Air final........ | $CO^2$ = 7,36 | |
| N° 6. | Air initial....... | $CO^2$ = 9,75 | $CO^2$ décomposé = 2,84 |
| | Air final........ | $CO^2$ = 6,91 | |
| N° 7. | Air initial....... | $CO^2$ = 9,74 | $CO^2$ décomposé = 2,40 |
| | Air final........ | $CO^2$ = 7,34 | |
| N° 8. | Air initial....... | $CO^2$ = 9,73 | $CO^2$ décomposé = 3,01 |
| | Air final........ | $CO^2$ = 6,72 | |
| N° 9. | Air initial....... | $CO^2$ = 9,74 | $CO^2$ décomposé = 2,89 |
| | Air final........ | $CO^2$ = 6,85 | |

RÉSULTATS

| | Volume d'air. | Surface de la feuille. | $CO^2$ décomposé par centim. carré. |
|---|---|---|---|
| | cm³ | cm² | cm3 |
| N° 1........ | 5,562 | 2,15 | $\frac{0,76 \times 5,56}{100 \times 2,15} = 0,0197$ |
| N° 2........ | 6,470 | 3,20 | $\frac{1,04 \times 6,45}{100 \times 3,2} = 0,0210$ |
| N° 3........ | 5,236 | 3,80 | $\frac{1,83 \times 5,24}{100 \times 3,8} = 0,0252$ |
| N° 4........ | 6,354 | 3,69 | $\frac{2,18 \times 6,35}{100 \times 3,69} = 0,0375$ |
| N° 5........ | 7,825 | 4,10 | $\frac{2,42 \times 7,825}{100 \times 4,1} = 0,0462$ |
| N° 6........ | 7,560 | 4,70 | $\frac{2,84 \times 7,56}{100 \times 4,7} = 0,0456$ |
| N° 7........ | 7,600 | 3,90 | $\frac{2,4 \times 7,6}{100 \times 3,9} = 0,0468$ |
| N° 8........ | 7,914 | 5,03 | $\frac{3,01 \times 7,91}{100 \times 5,03} = 0,0473$ |
| N° 9........ | 7,790 | 4,72 | $\frac{2,89 \times 7,79}{100 \times 4,72} = 0,0476$ |

L'assimilation à peu près constante des cinq derniers lots donne, comme chiffre moyen........................ *0,0468*

La marche générale est encore la même; et la proportion minima de nitrate de chaux correspondant à l'optimum du phénomène assimilatoire, est comprise entre $0^{gr},05$ et $0^{gr},10$ p. 1000 et plus rapprochée de $0^{gr},10$.

### *Ricin.*

Ici, les sujets du premier lot (sans nitrate de chaux) ont tous péri après l'apparition de la première paire de vraies feuilles et ces feuilles ne se sont même pas développées.

Les sujets du deuxième lot ont survécu à peine quelques jours de plus.

Les sujets du troisième et du quatrième lot ont bien donné deux et trois feuilles, mais ces feuilles se sont faiblement développées et les plantes n'ont pas survécu suffisamment pour permettre de les comparer physiologiquement à celles des lots suivants et dont les moins développées ont donné au moins quatre feuilles.

J'ai donc dû me contenter d'étudier l'assimilation comparée des cinquième, sixième, septième, huitième et neuvième lots; comme on pourra s'en rendre compte, les résultats ont été du même sens que les précédents.

EXPÉRIENCES DU 8 SEPTEMBRE 1903 SUR LE RICIN.

[Durée, 20 minutes. Soleil. Température, 22°.]

| | | | |
|---|---|---|---|
| 5. | Air initial....... | $CO^2 = 9,32$ | $CO^2$ décomposé = 0,93 |
| | Air final........ | $CO^2 = 8,39$ | |
| ° 6. | Air initial....... | $CO^2 = 9,40$ | $CO^2$ décomposé = 1,17 |
| | Air final ... .... | $CO^2 = 8,23$ | |
| N° 7. | Air initial....... | $CO^2 = 9,69$ | $CO^2$ décomposé = 1,16 |
| | Air final........ | $CO^2 = 8,53$ | |
| N° 8. | Air initial....... | $CO^2 = 9,23$ | $CO^2$ décomposé = 1,57 |
| | Air final........ | $CO^2 = 7,66$ | |
| N° 9. | Air initial....... | $CO^2 = 9,43$ | $CO^2$ décomposé = 2,01 |
| | Air final........ | $CO^2 = 7,42$ | |

RÉSULTATS

| | Volume d'air. | Surface de la feuille. | $CO^2$ décomposé par centim. carré. |
|---|---|---|---|
| | cm3 | cm2 | cm3 |
| N° 5........ | 14,900 | 6,93 | $\frac{0,93 \times 1,49}{100 \times 6,93} = 0,0200$ |
| N° 6... .... | 19,600 | 8,03 | $\frac{1,17 \times 19,6}{100 \times 8,03} = 0,0285$ |
| N° 7........ | 19,550 | 7,62 | $\frac{1,16 \times 19,55}{100 \times 7,62} = 0,0298$ |
| N° 8........ | 19,820 | 8,60 | $\frac{1,57 \times 19,82}{100 \times 8,60} = 0,0361$ |
| N° 9........ | 15,150 | 8,84 | $\frac{2,01 \times 15,15}{100 \times 8,84} = 0,0344$ |

Si l'on tient compte de l'indication générale fournie par la marche de l'assimilation dans les expériences précédentes, on peut considérer, dans le cas du Ricin, les chiffres donnés par le huitième et le neuvième lot (très rapprochés d'ailleurs), comme devant fournir la moyenne de la constante du phénomène assimilatoire optimum, moyenne qui serait alors : $\frac{0,361 + 0,0344}{4} = 0,0352$ ; la proportion minima de nitrate de chaux serait alors comprise entre 0gr,20

et $0^{gr},30$ p. 1000, mais beaucoup plus rapprochée de $0^{gr},30$, chiffre beaucoup plus élevé que celui des espèces précédentes.

La marche générale est cependant du même sens.

### *Bégonia.*

Le développement des boutures ayant été assez capricieux, les sujets des sixième, septième et neuvième lots n'ont pu se prêter aux expériences.

Dans les autres lots, les sujets se sont généralement assez bien comportés et presque tous ont fleuri.

J'ai attendu, pour les soumettre aux expériences physiologiques, l'apparition des feuilles dont le développement avait, d'une façon certaine, été influencé par le milieu nutritif; c'est ainsi que dans chaque lot, je n'ai opéré que sur la quatrième feuille apparue et j'ai pu ainsi obtenir des résultats comparables.

EXPÉRIENCES DU 11 SEPTEMBRE 1903 SUR LES BOUTURES DE BÉGONIA.

[Durée, 20 minutes. Soleil. Température, 22°.]

| | | | |
|---|---|---|---|
| N° 1. | Air initial..... | $CO^2$ = 8,31 | |
| | | O = 19,12 | $CO^2$ *dégagé* = 0,49 |
| | Air final...... | $CO^2$ = 8,80 | O absorbé = 0,49 |
| | | O = 18,63 | |
| N° 2. | Air initial..... | $CO^2$ = 8,65 | |
| | | O = 18,60 | $CO^2$ *dégagé* = 0,32 |
| | Air final....... | $CO^2$ = 8,97 | O absorbé = 0,31 |
| | | O = 18,29 | |
| N° 3. | Air initial...... | $CO^2$ = 8,64 | |
| | | O = 18,81 | $CO^2$ *dégagé* = 0,15 |
| | Air final....... | $CO^2$ = 8,79 | O absorbé = 0,13 |
| | | O = 18,68 | |
| N° 4. | Air initial....... | $CO^2$ = 8,85 | $CO^2$ décomposé = 0,43 |
| | Air final........ | $CO^2$ = 8,42 | |
| N° 5. | Air initial....... | $CO^2$ = 9,10 | $CO^2$ décomposé = 0,73 |
| | Air final........ | $CO^2$ = 8,37 | |
| ⋮ | ⋮ | ⋮ | ⋮ |
| N° 8. | Air initial....... | $CO^2$ = 9,24 | $CO^2$ décomposé = 0,56 |
| | Air final........ | $CO^2$ = 8,68 | |

RÉSULTATS

| | Volume d'air. | Surface de la feuille. | $CO^2$ *dégagé* par centim. carré. |
|---|---|---|---|
| | cm³ | cm² | cm³ |
| N° 1........ | 7,700 | 3,59 | $\frac{0,49 \times 7,7}{100 \times 3,59} = 0,0100$ |
| N° 2........ | 9,800 | 3,59 | $\frac{0,32 \times 9,8}{100 \times 3,59} = 0,0080$ |
| N° 3........ | 7,500 | 4,00 | $\frac{0,15 \times 7,5}{100 \times 4,0} = 0,0028$ |
| | | | $CO^2$ décomposé par centim. carré. |
| | cm³ | cm² | cm³ |
| N° 4........ | 6,800 | 4,65 | $\frac{0,43 \times 6,8}{100 \times 4,65} = 0,0062$ |
| N° 5........ | 7,00 | 4,51 | $\frac{0,73 \times 7,0}{100 \times 4,51} = 0,0113$ |
| ⋮ | ⋮ | ⋮ | ⋮ |
| N° 7........ | 7,750 | 4,05 | $\frac{0,56 \times 7,75}{100 \times 4,05} = 0,0107$ |

Les premiers résultats m'ont tout d'abord surpris; mais lorsque, poursuivant l'analyse des gaz ayant servi aux expériences des lots suivants, j'ai obtenu les chiffres indiqués plus haut, leur interprétation m'a révélé une marche générale concordante avec celle des expériences précédentes.

On constate en effet que pour le premier lot, il y a eu dégagement d'acide carbonique : la respiration l'a remporté sur l'assimilation; pour le deuxième lot, le même fait s'est produit, mais un peu moins intense.

Pour le troisième lot, même fait encore, mais beaucoup moins intense, puisque le phénomène résultant n'a donné qu'un dégagement de $0^{cm^3},0028$ de $CO^2$.

Pour les sujets des trois premiers lots, l'assimilation chlorophyllienne très faible a donc été masquée par la respiration, et de moins en moins, à mesure que la proportion de nitrate de chaux ajoutée à la solution mère s'élevait ; bientôt, la proportion de ce sel continuant à s'élever, la plante a pu mieux assimiler ; et, après un équilibre probable des deux phénomènes respiratoire et assimilatoire (équilibre qui doit se produire pour une proportion du même sel,

comprise entre 0gr,02 et 0gr,05 p. 1000), c'est l'assimilation qui l'a remporté ; en effet, c'est bien ce qui a lieu, et aussi ce que les chiffres obtenus pour les sujets du quatrième lot nous indiquent : 0cm3,0062 de $CO^2$ *décomposé* par $cm^2$.

La proportion de chaux sous forme de nitrate augmentant encore, l'intensité du phénomène assimilatoire s'accentue pour le cinquième lot, et demeure à peu près constante pour les proportions plus grandes de ce sel, comme l'indique le chiffre obtenu pour le huitième lot.

On peut prendre comme chiffre moyen de l'optimum 0cm3,0110, qui est de beaucoup inférieur à tous ceux des espèces précédentes.

Le moment est venu de rappeler la structure anatomique de la feuille de Bégonia, décrite dans le chapitre premier (fig. 28) ; on y trouvera peut-être l'explication de la faiblesse d'intensité du phénomène assimilatoire chez cette plante ; et le fait que l'intensité optima de ce phénomène correspond à une proportion de nitrate de chaux voisine de 0gr,10, et que le chiffre correspondant à cette intensité est si peu élevé, rend très vraisemblable une assimilation diminuant de plus en plus d'intensité, à mesure que la proportion de chaux diminue, jusqu'au point d'être complètement masquée par le phénomène respiratoire.

La marche générale du phénomène résultant, est d'ailleurs comparable à celle des autres espèces, comme l'indique le tableau graphique ci-contre, résumant et comparant la marche de l'assimilation rapportée aux proportions de nitrate de chaux dans les espèces ci-dessus décrites (d'après les chiffres obtenus à la suite de nos expériences, bien entendu) :

On peut à sa simple lecture constater, et les chiffres obtenus (pour toutes les espèces) l'indiquent d'ailleurs très nettement, une assimilation dont l'intensité est d'autant plus grande, que la proportion de nitrate de chaux ajoutée à la solution mère est plus élevée et ce jusqu'à un certain point

(plus ou moins voisin de 0gr,10 p. 1000 pour *L. Githago*,

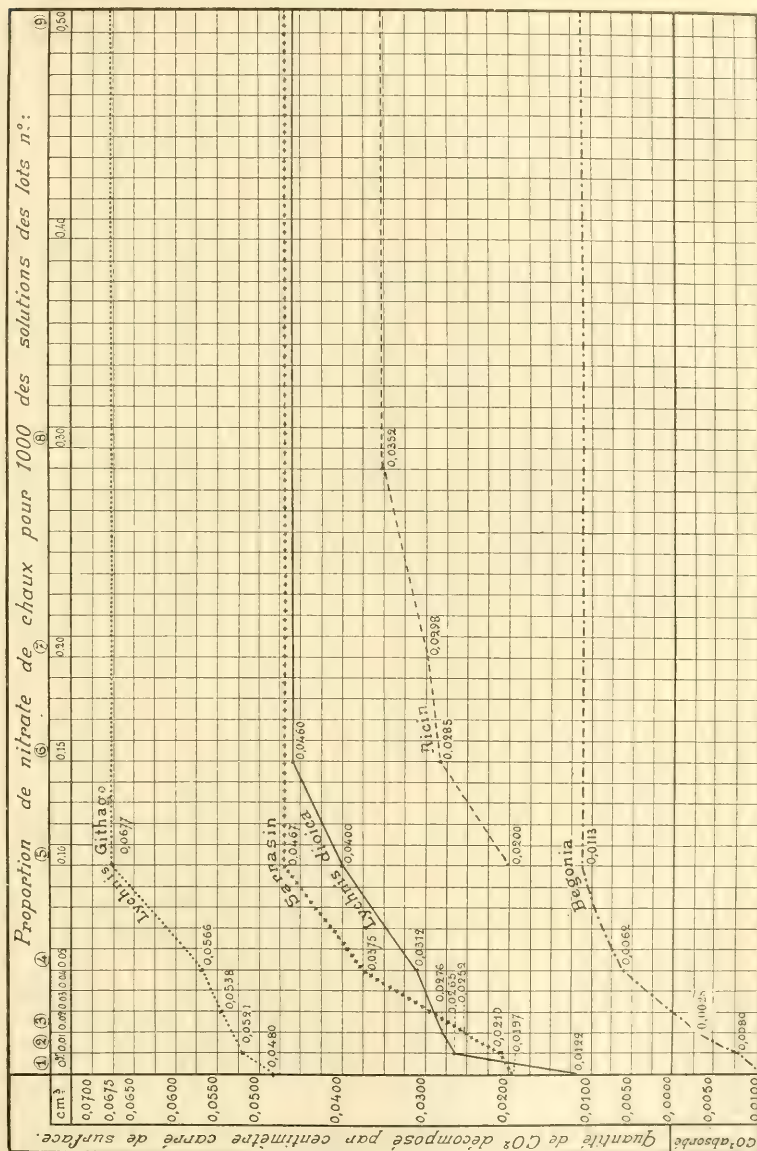



**TABLEAU GRAPHIQUE** pour donner la marche de l'assimilation rapportée aux proportions de nitrate de chaux.

le Sarrasin et le Bégonia; de 0gr,15 p. 1000, pour *Lychnis dioica*, et de 0gr,30 pour le Ricin), à partir duquel l'inten-

sité de cette assimilation se maintient à peu près constante pour des proportions plus grandes de ce sel.

Il semble donc résulter jusqu'à présent que la chaux, sous forme de nitrate et tout au moins pour les plantes étudiées, est nécessaire dans une proportion minima (variable, nous venons de le voir, suivant les espèces), au bon fonctionnement physiologique de la plante verte.

## II. — Observation histologique des plantes expérimentées.

Pour chaque espèce, tous les sujets qui ont servi aux expériences physiologiques ont été prélevés au même état de développement, afin de permettre, par l'observation histologique, de rechercher à quelle proportion de nitrate de chaux correspondait le moment où apparaissent dans la plante les premiers cristaux d'oxalate de calcium.

Sans entrer dans le détail de la répartition des cristaux dans chaque espèce, je me bornerai à indiquer rapidement les résultats de mes observations :

### *Lychnis Githago.*

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 1er lot. | | 0 p. 1000 de nitrate de chaux. | | Pas de cristaux. |
| 2e | — | 0gr,01 | — | Pas de cristaux. |
| 3e | — | 0gr,02 | — | Pas de cristaux. |
| 4e | — | 0gr,05 | — | Cristaux extrêmement rares. |
| 5e | — | 0gr,10 | — | Cristaux peu nombreux. |
| 6e | — | 0gr,15 | — | Cristaux un peu plus abondants, sous forme de mâcles, que l'on rencontre plus particulièrement au dos du liber. |
| 7e | — | 0gr,20 | — | Les mâcles deviennent de plus en plus nombreuses et surtout plus volumineuses. |
| 8e | — | 0gr,30 | — | Mâcles un peu plus abondantes. |

Les cristaux, dont la présence est décelée dans les feuilles des sujets du cinquième lot, indiquent que leur apparition se fait pour une proportion de nitrate de chaux égale à *0gr,05 p. 1000*; très rare dans les plantes de ce lot, l'oxa-

late de calcium devient de plus en plus abondant dans les organes des sujets de chacun des lots suivants, à mesure que la proportion de ce sel augmente dans la solution nutritive.

*Lychnis dioica.*

1er lot. }
2e — } Pas de cristaux.
3e — }
4e — }
5e — 0gr,10 p. 1000 de nitrate de chaux. — Quelques cristaux.
6e — Cristaux un peu plus abondants.
7e — Cristaux plus abondants.
8e — Cristaux de plus en plus nombreux.
9e — Cristaux plus nombreux et plus volumineux.

L'apparition des premiers cristaux se fait donc ici, un peu plus tard que chez *L. Githago*, pour une proportion de nitrate de chaux voisine de *0gr,10 p. 1000*. Comme pour l'espèce précédente, la quantité des mâcles augmente en même temps que la proportion de nitrate de chaux ajoutée à la solution nutritive augmente.

*Sarrasin*

1er lot.
2e — }
3e — } Pas de cristaux.
4e — }
5e —
6e — 0gr,15 p. 1000 de nitrate de chaux. — Cristaux très rares.
7e — Cristaux un peu plus abondants.
8e — Cristaux plus nombreux.
9e — Cristaux assez abondants.

Les cristaux apparaissent ici, encore plus tardivement que pour les espèces précédentes, et les premiers rares cristaux ne sont observés que chez les sujets développés à la faveur d'une solution nutritive contenant *0gr,15 p. 1000* de nitrate de chaux.

*Ricin.*

5e lot. ⎫
6e — ⎬ Pas de cristaux.
7e — ⎭
8e — $0^{gr},30$ p. 1000 de nitrate de chaux. — Très rares cristaux.
9e — $0^{gr},50$ p. 1000 de nitrate de chaux. — Cristaux assez abondants sous forme de mâcles, localisés surtout dans le liber des faisceaux foliaires.

Ici donc, la proportion de nitrate de chaux qui correspond à l'apparition des premiers cristaux d'oxalate de calcium, est très voisine de *$0^{gr},30$ p. 1000*, proportion bien plus élevée encore que pour les espèces précédentes.

*Bégonia.*

Je n'ai pu, dans aucune plante des lots expérimentés, observer un seul cristal d'oxalate.

Il est vrai que d'ordinaire, dans cette espèce, les cristaux sont simples et peu abondants, localisés seulement dans le pétiole. Ici, même les boutures développées dans la solution nutritive à $0^{gr},30$ p. 1000 de nitrate de chaux, n'accumulent pas d'oxalate de calcium dans l'organe qui en renferme habituellement; ce qui indique probablement une assimilation complète du nitrate de chaux dans cette proportion, et que la plante ne rejette de cristaux que lorsque cette proportion est plus élevée.

Comparons maintenant ces résultats d'observation histologique, aux résultats fournis par l'étude physiologique, et voyons si les fonctions physiologiques s'opèrent le mieux dans les plantes qui rejettent le plus de cristaux d'oxalate de calcium :

Pour la première espèce *L. Githago*, nous avons vu que ce n'est que dans les feuilles des sujets du quatrième lot ($0^{gr},05$ p. 1000 de nitrate de chaux) qu'est décelée la

présence de quelques rares cristaux ; sans être abondants, ces cristaux sont plus nombreux dans les feuilles des sujets du cinquième lot ; et tandis que l'intensité du phénomène assimilatoire dans ce lot et chacun des suivants, demeure à peu près constante, les cristaux deviennent de plus en plus nombreux.

La même chose se produit chez *Lychnis dioica*, avec cette particularité, que les cristaux n'apparaissent que dans les feuilles des sujets du cinquième lot ($0^{gr},10$ de nitrate de chaux p. 1000), et que l'intensité du phénomène assimilatoire demeure constante à partir du sixième lot.

Pour le Sarrasin, les cristaux même très rares n'apparaissent que dans les feuilles des sujets du sixième lot, tandis que le phénomène assimilatoire a acquis son optimum chez les sujets *absolument dépourvus* d'oxalate du cinquième lot, et qu'il est demeuré constant dans chacun des lots suivants, où les mâcles sont apparues et devenues de plus en plus nombreuses.

Pour le Ricin, de très rares cristaux apparaissent seulement dans le huitième lot ; et tandis que l'assimilation est d'égale intensité dans le neuvième lot, les cristaux y sont assez abondants.

Enfin, pour le Bégonia, le phénomène assimilatoire est d'égale intensité dans les cinquième et huitième lots, et les sujets respectifs ne révèlent pas trace d'oxalate de calcium.

## RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Ainsi donc, j'ai cultivé différentes espèces de plantes appartenant à des familles variées, dans une solution nutritive mère contenant des proportions graduées de nitrate de chaux, variant de $0^{gr},1$ à $0^{gr},50$ p. 1000, en partant de la graine pour le Sarrasin, le Ricin, *Lychnis Githago* et *L. dioica* et par bouture pour Bégonia.

Lorsque les plantes ont acquis un développement suffi-

sant, j'en ai étudié et comparé pour chaque espèce l'assimilation résultante et les chiffres obtenus ont tous indiqué une assimilation dont l'intensité est d'autant plus grande, que la proportion de nitrate de chaux ajoutée à la solution mère est plus grande, et ce, jusqu'à un certain point, variable, nous l'avons vu, suivant l'espèce étudiée et à partir duquel l'activité de cette assimilation se maintient à peu près constante pour des proportions plus grandes de ce sel.

Il nous a donc semblé résulter tout d'abord, que la chaux, sous forme de nitrate, et tout au moins pour les plantes étudiées, est nécessaire dans une proportion minima (variable suivant les espèces) au bon fonctionnement physiologique de la plante.

L'étude histologique des sujets expérimentés nous a montré ensuite, que les cristaux d'oxalate de calcium ne font leur première apparition que dans les feuilles de plantes développées à la faveur d'une solution nutritive contenant une certaine proportion minima de nitrate de chaux ; cette proportion a encore varié suivant l'espèce étudiée ; et même pour Bégonia, nous n'avons pu que la déterminer supérieure à 0gr,30 p. 1000.

Assez rares tout d'abord, ces cristaux deviennent de plus en plus nombreux à mesure que la quantité de ce sel augmente dans la solution mère.

En comparant les résultats d'observation histologique, aux résultats d'expérimentations physiologiques, nous avons pu constater qu'à la formation plus abondante de l'oxalate de calcium dans les plantes, ne correspond pas une assimilation plus intense et que cette assimilation s'effectue, pour la même espèce, dans d'aussi bonnes conditions pour les sujets qui accumulent des cristaux, que pour ceux qui en sont à peu près ou *entièrement* dépourvus, à condition, toutefois, que la proportion de nitrate de chaux mise à la disposition de la plante ne soit pas inférieure à un certain minimum (variable pour chaque espèce), nécessaire à son bon développement.

Ce n'est donc pas l'accumulation d'acide oxalique qui empêche le bon développement de la plante, lorsqu'on la place dans une solution nutritive dépourvue de nitrate de chaux; c'est plutôt l'absence de chaux, car cette chaux est utile par elle-même.

Ce n'est donc pas non plus l'accumulation d'acide oxalique qui empêche l'accomplissement normal du phénomène assimilatoire, puisque l'intensité de ce phénomène est presque normale (*L. Githago*, *L. dioica*), et même normale (Ricin, Sarrasin, Bégonia), avant même la formation des cristaux; c'est plutôt la dose de chaux nécessaire à la constitution et au bon fonctionnement physiologique de la plante qui serait trop faible, car, et nos expériences le montrent bien, dès que cette dose devient suffisante, en même temps que le phénomène assimilatoire est normal, quelques cristaux plus ou moins rares apparaissent, et souvent même ils ne font leur apparition que pour une proportion de chaux supérieure à celle qui a déjà assuré le bon fonctionnement physiologique de la plante (Ricin, Sarrasin, Bégonia); mieux encore, dans tous les cas observés, ces cristaux deviennent plus nombreux à mesure que la proportion de chaux augmente *sans que pour cela l'intensité assimilatoire soit plus grande.*

Dès lors, il est logique d'admettre que la chaux (sous forme de nitrate) nécessaire à la constitution et au bon fonctionnement physiologique de la plante est entièrement assimilée jusqu'à une certaine proportion, variable avec l'espèce; au-dessus de cette proportion elle est éliminée sous la forme de cristaux d'oxalate de calcium, comme étant inutile. Il semble résulter par suite que, contrairement à ce que pensent Böhm, Schimper et Groom, la *formation de l'oxalate de calcium aurait pour but l'élimination de la chaux superflue*, plutôt que l'élimination de l'acide oxalique.

Pour appuyer ces conclusions, je rappelerai que Wehmer (1) a constaté que dans ses cultures, l'acide oxalique

(1) Wehmer, *loc. cit.*

formé a toujours été en rapport avec la quantité des bases contenues dans la solution nourricière. De là à dire que l'augmentation dans la plante de la formation de l'acide oxalique est provoquée par l'augmentation des bases absorbées, il y a qu'un pas. D'ailleurs, cet auteur ne pense pas d'une façon absolue que la plante à chlorophylle absorbe de la chaux pour neutraliser l'acide oxalique, qui libre, serait un poison, puisque, d'après ses observations, la présence d'une base active la formation de l'acide oxalique. Pour lui, il est tout aussi permis d'attribuer à la présence de la chaux la production de l'acide, que de considérer l'acide comme la cause de l'absorption de la chaux. La chaux serait utile par elle-même et probablement la condition nécessaire d'un développement normal de la plante, tout au moins pour aider aux transformations chimiques du milieu cellulaire.

## RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET CONCLUSIONS

Je me bornerai à résumer les conclusions tirées des observations et expérimentations exposées dans les différentes parties de cette étude ; ces observations et expérimentations ayant été récapitulées à la fin de chaque chapitre, je me contenterai de les rappeler rapidement.

L'étude de la répartition générale des cristaux d'oxalate de calcium dans les différents organes de nombreuses plantes, et particulièrement des Caryophyllées, nous a conduit à penser, que ces cristaux se constituaient aux dépens des substances qui se produisent sous l'effet de l'assimilation, et qu'on désigne d'une manière générale sous le nom de sève élaborée ; nous avons vu qu'ils se déposaient principalement, aussitôt après l'élaboration, dans les cellules les plus voisines des tissus assimilateur et conducteur. Nous avons pu constater, en effet, que ces cristaux se localisent surtout dans la feuille, et deviennent de moins en moins nombreux, à mesure que l'on s'éloigne

du limbe de la feuille, en suivant la course de la sève élaborée.

Dans les espèces comme *Saponaria officinalis*, qui renferment de l'oxalate de calcium en très grande abondance, la sève élaborée provenant de chaque paire de feuilles, très riche en éléments constitutifs de ces cristaux, n'ayant pu s'en débarrasser totalement dans chaque entre-nœud, arrivée dans le rhizome, se trouve en contenir encore assez abondamment pour déposer de nouvelles et assez nombreuses mâcles dans cet organe; on peut même en trouver quelquefois dans la racine, mais toujours en moins grande quantité. D'ailleurs, le fait que la racine, dans un très grand nombre d'espèces, ne renferme pas de cristaux, peut être attribué à ce que la sève élaborée, peu riche en éléments nécessaires à leur formation, les a totalement utilisés dans son parcours à travers les feuilles, les nœuds et entre-nœuds, et s'en trouve par suite débarrassée quand elle arrive dans la racine.

Nos expériences nous permettent de supposer que la chaux superflue ayant été rejetée d'abord dans les feuilles, ensuite dans la tige sous forme d'oxalate, la totalité de la sève élaborée provenant de toutes les feuilles, arrivée dans la racine : ou bien contient encore une trop grande proportion de chaux, et achève de s'en débarrasser comme c'est le cas dans *Saponaria officinalis*, etc. ; ou bien n'en contient que la stricte quantité nécessaire au développement normal de la racine et n'en rejette plus, comme c'est le cas pour les espèces du type *Dianthus carthusianorum*.

De l'observation histologique, nous avons pu relever un ensemble de faits permettant de considérer les cristaux formés par la plante, comme un produit d'excrétion : c'est d'abord la persistance dans les rameaux jeunes, des cristaux accumulés déjà dans les bourgeons aériens dont ils sont issus, et l'accroissement du nombre de ces cristaux, à mesure que ces organes avancent en âge.

Ensuite, le contraste présenté par l'absence de ces cristaux dans les très jeunes pousses encore souterraines,

et au contraire leur présence relativement abondante dans les pousses aériennes de même âge.

Enfin, la non utilisation par la plante, de l'oxalate de calcium accumulé dans les tissus carpellaires.

Ces indications se sont trouvées confirmées par l'expérimentation. En effet, des coupes pratiquées à travers les organes de diverses caryophyllées qui, après s'être développées en terre, avaient séjourné de 20 à 25 jours dans une solution nutritive dépourvue de chaux, montrent que les feuilles et entre-nœuds supérieurs sont complètement dépourvus d'oxalate de calcium, tandis que les feuilles et entre-nœuds basilaires, développés pendant le séjour du sujet dans la terre, renferment des mâcles de même nombre et de même dimension que les plantes de même âge développées dans les conditions normales.

Les cristaux d'oxalate de calcium n'ont donc pas été utilisés par la plante, lorsqu'elle a été privée de *chaux* et mise dans la *nécessité* de vivre et de dévélopper de nouveaux organes. On est donc autorisé à les considérer comme un produit d'*excrétion*.

Amené incidemment, à la suite de ces expériences, à penser qu'il était possible d'obtenir des plantes entièrement dépourvues de ces cristaux, j'ai pu en réaliser la vérification en faisant germer deux lots de graines des mêmes plantes, l'un en pleine terre, l'autre dans la solution dépourvue de chaux.

En comparant ces deux lots au moment où les jeunes plantules ont acquis 4 ou 5 paires de feuilles, j'ai constaté que, tandis que les feuilles, la tige et la racine des plantes du premier lot contenaient des cristaux d'oxalate de calcium localisés d'une manière normale, les organes des plantes du deuxième lot n'en contenaient aucune trace. Cette vérification pourrait sembler évidente *a priori*, mais cependant elle était nécessaire en ce sens qu'elle montre qu'on peut obtenir un certain développement de la plante, sans formation d'oxalate de chaux.

L'oxalate de calcium n'étant pas un produit de réserve, quelle pouvait être la raison utile de son rejet par la plante ?

Après avoir cultivé différentes espèces de plantes, prises parmi différentes familles, dans une solution nutritive mère sans chaux et dans cette même solution contenant des proportions graduées de nitrate de chaux, variant de 0gr,01 à 0gr,50 p. 1000, en partant de la graine ou de boutures, j'en ai étudié et comparé pour chaque espèce l'assimilation résultante, et les chiffres obtenus ont tous indiqué une assimilation dont l'intensité est d'autant plus grande, que la proportion de nitrate de chaux ajoutée à la solution mère est plus grande ; mais cette augmentation ne se produit plus à partir d'une proportion de nitrate déterminée, proportion qui est variable suivant l'espèce et à partir de laquelle l'activité de cette assimilation se maintient à peu près constante lorsqu'on continue à augmenter la quantité de ce sel.

Il semble donc résulter tout d'abord de ces faits, que la chaux, sous forme de nitrate et tout au moins pour les plantes étudiées, est nécessaire dans une proportion minima (variable suivant les espèces) au bon fonctionnement physiologique de la plante verte.

Nous avons recherché ensuite à quelle proportion de nitrate de chaux correspondait la première apparition des cristaux d'oxalate de calcium dans les tissus : l'étude histologique des espèces expérimentées a montré que ces cristaux ne commencent à se former que dans les feuilles de sujets développés à la faveur de solution nutritive contenant une certaine proportion minima de nitrate de chaux (variable encore suivant l'espèce étudiée).

Assez rares tout d'abord, ces cristaux se révèlent de plus en plus abondants, à mesure que s'élève la proportion de ce sel dans la solution nutritive.

En rapprochant des chiffres résultant des expérimentations physiologiques, les résultats d'observation histologique sur les mêmes plantes, on constate qu'à la formation de plus en plus abondante de l'oxalate de calcium, ne cor-

respond jamais une assimilation de plus en plus intense ; et que cette assimilation s'opère aussi bien dans les plantes à peu près ou *totalement* dépourvues de cristaux, que dans celles qui en accumulent le plus ; à condition cependant que la quantité de nitrate de chaux donnée à la plante ne soit pas inférieure à un certain minimum, nécessaire à son bon développement ; et à mesure que la quantité de chaux augmente, les cristaux apparaissent, ou leur nombre augmente sans que pour cela l'assimilation chlorophyllienne soit plus intense.

Ces expériences et ces observations permettent d'énoncer les conclusions suivantes : La chaux (sous forme de nitrate) nécessaire à la constitution et au bon fonctionnement physiologique de la plante, est entièrement assimilée jusqu'à une certaine proportion, variable avec l'espèce ; au-dessus de cette proportion, elle est éliminée sous la forme de cristaux d'oxalate de calcium, comme étant inutile. Il semble résulter par suite que, contrairement à l'opinion de certains auteurs, la *formation de l'oxalate de calcium aurait pour but l'élimination de la chaux superflue*, plutôt que l'élimination de l'acide oxalique.

## Quelques réflexions sur les conclusions précédentes.

Nos expériences et nos observations, quoique portant sur des espèces bien différentes, tout en confirmant la manière de voir de Wehmer à l'égard de l'utilité de la chaux pour assurer le développement normal de la plante, aboutissent à ceci de plus, et il importe de le faire remarquer : c'est que cette chaux nécessaire au développement de la plante dans une certaine proportion, est rejetée, au-dessus de cette proportion, sous forme d'oxalate de calcium comme superflue, et même probablement comme nuisible ; et c'est là le but de la formation des cristaux, c'est là leur rôle ; et la preuve en est manifeste, par le fait qu'au-dessus de cette proportion, le développement de la plante et ses

fonctions physiologiques ne s'effectuent pas dans de meilleures conditions, tandis que des cristaux de plus en plus abondants s'accumulent dans les organes de cette même plante. Seule donc la chaux, suivant la proportion dans laquelle la plante peut l'absorber, a une influence *directe* sur la formation d'oxalate de calcium, en quantité plus ou moins grande ; Wehmer a d'ailleurs observé qu'une plus grande proportion de chaux active la formation de l'acide oxalique. Dans ce cas, l'acide oxalique paraît se former dans la plante suivant ses besoins ; il serait alors plutôt utile que nuisible, car il lui permet, lorsque la quantité de chaux absorbée est trop grande, de rejeter cette chaux sous forme de cristaux d'oxalate ; et ce fait d'ailleurs bien reconnu, que lorsqu'une plante vit dans un milieu trop calcique, elle devient chlorotique et meurt, ne serait-il pas dû à ce que la quantité de chaux ingérée par la plante étant trop élevée, cette plante ne dispose pas d'une quantité suffisante d'acide oxalique pour la rejeter ?

La question est simplement posée ; elle ouvre le champ à d'intéressantes recherches.

Enfin, la variabilité de la proportion minima de chaux nécessaire à la constitution de la plante suivant les espèces, serait peut-être d'une indication intéressante, pour la répartition des espèces calcicoles et calcifuges. Il serait peut-être possible de déterminer rationnellement que les plantes dites calcicoles sont celles pour lesquelles les proportions de chaux nécessaires à leur bonne constitution sont élevées ; tandis que les plantes calcifuges, sont celles qui en exigent une proportion faible (ce qui n'est pas du tout évident *a priori*).

Ce travail a été fait au laboratoire de botanique de la Sorbonne et en plus grande partie au laboratoire de biologie végétale de Fontainebleau, dirigés par M. Gaston Bonnier, membre de l'Institut, auquel j'adresse ici l'expression de ma profonde gratitude pour les précieux conseils et les encouragements qu'il m'a prodigués.

# SUR LE POINT VÉGÉTATIF
# DE LA TIGE DE L'HIPPURIS VULGARIS

**Par M. HANS KNIEP** (1).

---

La publication de cette Note nous a été suggérée par un travail de M. F.-C. Schoute, paru récemment (2), intitulé : *Die Stelärtheorie*, où l'auteur discute longuement la question de la signification générale ou phylétique du plérome et du cylindre central des plantes supérieures.

On sait que, depuis Hanstein (3), les anatomistes distinguent dans le point végétatif des Phanérogames trois tissus primitifs, appelés *histogènes*. Ce nom explique leur signification : ils sont les formateurs de certains groupes de tissus ou plutôt de certaines régions de la tige ou de la racine adulte. Hanstein a déjà désigné lui-même ces trois régions. Le dermatogène reste, dit-il, une assise simple et correspond à l'épiderme ; le périblème forme l'écorce, y compris l'endoderme ; le cylindre central provient du plérome. Depuis 1868, beaucoup d'auteurs ont accepté cette « théorie », la considérant comme une chose allant de soi. On voit que cela

(1) Ces recherches ont été faites au laboratoire de botanique de l'Université de Genève, sous la direction de M. le professeur Chodat. Je saisis l'occasion d'exprimer ici ma profonde reconnaissance à mon maître estimé.

(2) Dr Schoute, *Die Stelärtheorie* (Gröningen und Iena, 1903).

(3) J. v. Hanstein, *Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkte der Phanerogamen*. Bonn, 1868.

signifie l'identification du système hansteinien avec la classification topographique de l'école française. La preuve que cette correspondance existe vraiment n'avait jamais été donnée d'une façon absolument suffisante. C'est la tâche que M. Schoute s'est proposé de remplir à l'aide de la technique microscopique moderne.

Il s'agit, en résumé, d'élucider les questions suivantes : Le cylindre central est-il vraiment d'ordinaire le seul dérivé du plérome? Sinon, y a-t-il d'autres parties de la tige ou de la racine formées par le plérome? ou encore, une partie de la stèle prend-elle son origine dans le périblème? Il examine de même les autres histogènes. Nous ne nous occuperons ici que du plérome et du cylindre central. En résumant les résultats de son travail, M. Schoute dit (1) : « Als Resultat dieser Untersuchung hat sich zweierlei ergeben : Erstens, dass bei denjenigen Wurzeln, wo eine Differenzierung in Periblem und Plerom thatsächlich vorhanden war, die Grenze zwischen diesen beiden die nämliche war wie die spätere zwischen Rinde und Centralcylinder. Bei denjenigen Stengeln aber, wo eine Differenzierung in der Spitze auftrat, stimmte diese gewiss nicht mit der späteren überein ». Examinons sur quelles raisons il appuie ces assertions.

Pour ce qui concerne la racine, il ne nous dit rien de nouveau. Tous les auteurs qui ont fait des recherches à ce sujet sont d'accord avec lui. On ne peut pas en dire de même pour ce qui concerne la tige. Ici, l'opinion générale des anatomistes est, que la stèle correspond tout à fait au plérome. M. Schoute a choisi pour ses recherches le point végétatif classique de la tige de l'*Hippuris vulgaris*, qui montre d'une manière assez nette le dermatogène, les différentes couches du périblème, se recouvrant en forme de coiffe, et au centre le plérome, entouré par elles.

Dans ses études fondamentales sur la formation des faisceaux, Sanio (2) a déjà décrit cette structure. Il en est arrivé à

(1) *Loc cit.*, p. 8.
(2) Sanio, *Bot. Zeit.*, 1864, p. 223, Anm. 2; 1865, pp. 184, 191, 197.

ce résultat que le plérome est un tissu distinct, qui se termine en pointe au sommet. Cette pointe est formée, d'après lui, d'une seule cellule, qui se divise à la manière de la cellule terminale des Sphaignes. Des recherches postérieures ont prouvé la non-existence d'une telle cellule au sommet du point végétatif de la tige des Phanérogames, qui jouerait le rôle de la cellule terminale des Bryophytes ou des Ptéridophytes. De plus, M. Kny (1) a démontré que les limites entre le plérome et le périblème, considérées par M. Schoute et beaucoup d'autres (par exemple Douliot) comme tout à fait nettes, s'effacent au sommet. Plus qu'ailleurs, on a été porté dans ce cas-ci à regarder la nature comme un schéma, fait pas les mathématiciens pour simplifier le travail des botanites. Encore en 1884, M. Korschelt (2) a prétendu que toutes les Phanérogames possèdent des cellules terminales dans leurs points végétatifs. Maintenant, la tendance de quelques naturalistes à établir des limites, même là où il n'y en a pas, se manifeste dans la distinction des histogènes. M. Schoute ne semble pas avoir connu le travail en question de M. Kny, ni avoir répété ses recherches. C'est pourquoi il parle d'un plérome nettement limité jusqu'au sommet, tandis que celui-ci n'est reconnaissable qu'à quelque distance de la région initiale. Il se compose de cellules irrégulières, étroites et longues; celles du périblème sont au contraire régulières et à peu près cubiques. Le nombre des couches formées par ces dernières est variable. Dans les points végétatifs d'une plante vigoureuse de la forme terrestre d'*Hippuris vulgaris*, il y en a cinq en moyenne. L'écorce adulte, qui présente la structure typique d'un aérenchyme, se compose de couches plus nombreuses. L'augmentation du nombre des assises a lieu dans des régions où le plérome est déjà nettement limité. Comment se fait-elle? Voilà la question que M. Schoute

(1) Kny, *Stammscheitel von Hippuris vulgaris und Elodea canadensis* (Sitzgsber. d. Ges. naturf. Freuden Berlin, 1878.

(2) Korschelt, *Zur Frage über das Scheitelwachstum der Phanerog.* (Pringsh. Jahrb., XV).

se pose. Sanio nous apprend que, pendant la formation des lacunes qui commence entre les assises externes, la couche intérieure du périblème se multiplie plusieurs fois. Le résultat de cette multiplication est, suivant cet auteur, de produire la partie intérieure de l'écorce. Le périblème ne serait donc autre chose que l'écorce à l'état embryonnaire.

Nous avons vu que M. Schoute n'est pas du même avis. Il prétend que les assises intérieures dérivent du plérome. Le périblème ne formerait donc qu'une partie de l'écorce et celle-ci aurait une double origine. Pour démontrer cela, il a pratiqué des sections transversales sur une longue partie d'un point végétatif en exceptant la partie supérieure qu'il a coupée parallèlement à l'axe. En comparant les sections, il voit, à une certaine distance du sommet, des groupes de cellules assez régulières, situées à la limite du plérome et du périblème et desquelles proviendrait la partie intérieure de l'écorce. Un examen attentif lui prouve que ces groupes appartiennent au plérome.

On voit, dès l'abord, que la méthode de M. Schoute ne peut être considérée comme suffisante. Il n'a étudié avec soin qu'*un seul point végétatif*, dans lequel il a fait des séries de coupes transversales, alors qu'il aurait dû comparer, dans un grand nombre d'objets, des sections transversales avec des sections longitudinales. Deuxièmement, les preuves qu'il avance ne sont pas du tout incontestables, comme nous le verrons tout à l'heure.

Nous avons étudié beaucoup de points végétatifs d'*Hippuris vulgaris*, sur lesquels nous avons pratiqué des séries de coupes transversales ou longitudinales. Nos recherches nous ont amené à des conclusions tout à fait différentes de celles de M. Schoute. Le traitement que nous avons employé pour nos préparations est très simple. Les objets ont été fixés dans le liquide de Flemming et, avant d'être paraffinés, colorés au moyen de la safranine. A l'aide de cette méthode, nous avons obtenu de très bonnes colorations de la membrane et du contenu cellulaire. Quelque compliquée que soit la

méthode imaginée par M. Schoute, elle n'est pas suffisante. Quand on veut constater l'origine et le mode de division des cellules, on ne doit pas employer l'eau de Javelle, qui dissout le contenu cellulaire. C'est, en effet, dans beaucoup de cas, précisément l'aspect du protoplasme et la situation des noyaux qui nous expliquent la provenance d'une cellule.

Prenons comme exemple un point végétatif vigoureux de la plante terrestre. Il a cinq couches périblématiques. L'écorce se compose de huit à neuf assises primitives. Il y a donc au début quatre séries de lacunes, qui augmentent à l'état développé jusqu'à six ou sept (dans la plupart des cas les deux assises intérieures se rejoignent exactement, ce qui fait qu'il n'y a pas de méats). Le moyen le plus simple de décider à quel histogène l s assises intérieures de l'aérenchyme embryonnaire appartiennent serait de suivre les limites du plérome dans les séries transversales de haut en bas. C'est la méthode employée par M. Schoute.

Elle fournirait facilement des résultats certains, si la tige n'avait pas des nœuds, qui sont formés par un tissu compact, sans méats. Plus on se rapproche du sommet, plus les distances entre les nœuds deviennent courtes. Dans ceux-ci, il est, même à l'état assez jeune, impossible de distinguer les différentes assises du périblème. Il est donc d'autant plus singulier que M. Schoute se reporte justement à ces régions pour démontrer le développement de l'écorce. Ayant comparé, de coupe en coupe, les limites du plérome dans la région où la multiplication des assises de l'aérenchyme commence, il dit (1) :

« Zudessen, auch so würde ich nicht fertiggekommen sein, weil, wie schon oben bemerkt wurde, eine weitere Untersuchung durch Serienzeichnungen meistens nicht direkt möglich war, sobald die Grenzen an einer Stelle nicht übereinstimmten. Ein sehr glücklicher Umstand war es daher, dass die Entwickelung in den Knoten und in den Interno-

(1) *Loc. cit.*, p. 79.

dien auf verschiedene Weise von statten gingen. Während in den Internodien im Periblem sich schon die Luftgänge bildeten, war solches in den Knoten noch (?) nicht der Fall. In diesen Knoten nun waren, zumal 5 oder 10 μ oberhalb der horizontalen Procambiumbündel, die Periblemzellen den Umrissen nach zu erkennen... Während also in den Internodien die Sache nicht direkt deutlich war, boten die Knoten neue Anhaltspunkte. »

Nous n'avons pas pu constater cela. Dans nos préparations, les nœuds embryonnaires sont caractérisés par un tissu de petites cellules arrondies ou polygonales, provenant de la division des cellules du périblème. Les différentes assises s'effacent par conséquent dans ces régions et, aux endroits d'où les faisceaux primitifs des feuilles partent, il n'y a naturellement pas même de limite entre plérome et périblème. Les nœuds ne peuvent donc pas servir à l'étude de la formation de l'écorce. Nous ne comprenons pas bien, d'ailleurs, comment M. Schoute s'explique leur développement quand il dit que les lacunes n'y sont « pas encore » formées.

Cependant, il y a un autre moyen de décider la question. C'est de poursuivre exactement la formation des méats et le mode de division des cellules du périblème.

M. Schoute n'y accorde pas beaucoup d'attention. Il répète seulement ce que Sanio a déjà dit, c'est-à-dire, que les cellules se multiplient en se divisant perpendiculairement aux méats. Nous avons fait un schéma exact de ce développement, qui nous permet de retrouver avec beaucoup de certitude les groupes de cellules qui correspondent à une cellule primitive. Il nous est, par conséquent, possible de reconstruire, à partir d'un état plus jeune, un état plus âgé. Ayant constaté ce plan général, nous avons étudié spécialement la cinquième couche. Si la partie intérieure de l'écorce (sixième à dixième assise) provient du plérome, cette couche doit se comporter comme les autres ; sinon, elle doit se diviser tangentiellement, avant de prendre part à la formation et à l'agrandissement des lacunes. On objectera ici que cette voie

n'est pas irrécusable, car la sixième couche que nous prenons comme produit de division de la cinquième couche périblématique, pourrait aussi provenir de cellules pléromatiques s'étant mises contre celles de la cinquième assise. Pour voir que cela n'est pas le cas, il suffit d'examiner la direction des membranes, l'aspect général du protoplasme et la position des noyaux. Quelquefois nous avons même vu des mitoses.

Personne ne contestera que les groupes de deux cellules, situées à l'intérieur de la ligne indiquant la limite entre la quatrième et cinquième couche, résultent chaque fois de la division d'une seule cellule périblématique. Nos dessins sont des copies exactes, faites à la chambre claire. En comparant les différents états de développement qu'ils représentent, nous nous sommes assuré facilement que les couches intérieures de l'aérenchyme dérivent toutes de la cinquième assise du périblème.

L'étude des sections médianes nous a amené au même résultat. Dans de bonnes préparations, on distingue extrêmement bien la division de la cinquième couche, qui se multiplie d'abord en deux et ainsi de suite à quelque distance du sommet.

Les figures publiées par M. Schoute sont, du reste, ellesmêmes une preuve à l'appui de notre interprétation. Un coup d'œil superficiel suffit déjà pour voir que les limites du plérome (G) y sont faussement marquées. Quand on mesure les groupes de cellules périblématiques (P) dans ces différentes coupes, on se convainc facilement que la limite G dans la figure 42 se retrouve en dedans des cellules A dans les figures 43 à 45. Les cellules A, appelées par M. Schoute « rindenartige Pleromschicht », appartiennent donc au périblème, ce qui paraît déjà très probable quand on examine la direction des membranes.

Nous avons l'impression que l'erreur de M. Schoute est produite par l'observation des nœuds. Ici, en effet, il y a des cellules pléromatiques allongées dans la direction radiale ;

ce sont les formatrices des faisceaux foliaires. Or, si la section n'est pas tout à fait perpendiculaire à l'axe, ou bien, si le cours de ces faisceaux est un peu oblique, il peut arriver facilement qu'on distingue dans la préparatien des endroits où le plérome semble avancer un peu dans le périblème. Tout cela s'explique, quand on compare les coupes transversales avec les longitudinales, comparaison malheureusement omise par M. Schoute.

Ayant vu ainsi que l'opinion de M. Schoute sur l'origine de l'écorce dans la tige de l'*Hippuris vulgaris* n'est pas soutenable, il nous reste quelques mots à dire sur les conclusions qu'il en tire. Le travail se termine par le résumé suivant :

« 1) Die Uebereinstimmung zwischen den Meristemschichten Hansteins und den primären Geweben van Tieghems ist, sogar in den wenigen Fallen wo die Hansteinschen Gewebe deutlich erkennbar sind, nicht immer vorhanden (1).

2) Der Hansteinschen Gewebesonderung kommt keine morphologische Bedeutung zu.

3) Durch das allgemeine Vorkommen einer besonders ausgebildeten Endodermis in Stengel und Wurzel ist die Trennung zwischen Rinde und Centralcylinder scharf markiert.

4) In Stengel und Wurzel der Gefässpflanzen findet sich ein einziger Stelär-Typus, die Monostelie. »

A la page 138, M. Schoute dit : « Denjenigen Eintheilungen, welche in den Meristemen angegeben worden sind, kommt weder eine historische, phylogenetische Bedeutung, noch eine Bedeutung für den weiteren Aufbau der Pflanzen aus diesen Meristemen zu. »

D'après nos recherches, nous devons juger très différemment les relations entre la classification hansteinienne et celle de M. van Tieghem, ainsi que leur valeur phylétique. Dans le cas présent, les choses sont, comme nous l'avons

(1) Cette thèse se rapporte surtout au point végétatif de la tige de l'Hippuris.

vu, extrêmement simples. Au sommet du point végétatif de la tige, il y a un méristème, composé de cellules équivalentes et à peu près égales de forme. Plus bas, on remarque une différenciation. Il y a, au centre, un tissu de cellules étroites, qui se distingue d'un tissu de cellules assez régulières, l'entourant. Le premier, appelé par Hanstein le plérome, forme le cylindre central, l'autre, le périblème et le dermatogène, est le tissu embryonnaire de l'écorce et de l'épiderme. Nous pouvons donc confirmer l'opinion de Sanio et de Hanstein, contestée par M. Schoute, qu'il y a une correspondance absolue entre les deux systèmes. Chez d'autres Phanérogames, le tissu embryonnaire non différencié a une plus grande étendue; chez les Ptéridophytes, il dérive d'une cellule terminale bien caractérisée; mais tout cela ne regarde pas la question générale. Il s'agit de savoir s'il y a, à une certaine distance du sommet, une différenciation, dont le résultat est celui que nous avons constaté plus haut.

Les deux systèmes n'en forment donc — considérés à ce point de vue — qu'un seul en réalité, et il vaudrait peut-être mieux, pour éviter des erreurs, renoncer aux termes de Hanstein et parler tout simplement de la stèle, de l'écorce et de l'épiderme primitifs ou embryonnaires.

Ces remarques prouvent premièrement la valeur ontogénétique de la classification. Nous ne pourrions pas lui attribuer une signification morphologique, c'est-à-dire phylétique — car la morphologie scientifique doit être fondée sur la phylogénie (1), — si cette correspondance dont nous avons parlé ne se retrouvait que dans des cas isolés. Voici pourquoi : On sait qu'il y a deux sortes de caractères à distinguer, des caractères phylétiques ou morphologiques et des caractères physiologiques. Ceux-ci s'expliquent par l'adaptation fonctionnelle ; ils peuvent être acquis tout récemment, ce qui fait qu'ils sont sans valeur pour l'appréciation de l'origine d'un organisme. Ceux-là, au

(1) Comp. *Strasburger*, Leitungsbahnen, p. VI, VII, et *Gegenbaur*, Vergleichende Anatomie.

contraire, sont anciens, ils se retrouvent, sous des formes plus ou moins développées et compliquées, chez toutes les plantes appartenant à la même classe ou au même ordre, au même rameau de l'arbre généalogique. Ce sont donc des caractères *généraux*. Leur état de développement est déterminant pour la place qu'une plante reçoit dans le Système.

Il y a trois sciences, se complétant mutuellement, auxquelles nous devons recourir pour résoudre la question de la signification phylétique de la classification de Hanstein-van Tieghem : c'est l'anatomie comparée, l'embryologie ou ontogénie (loi biogénétique) et la paléontologie. Laissant de côté cette dernière, l'anatomie comparée montre, comme nous venons de le signaler, la généralité du système en question chez les plantes vasculaires. Les résultats de l'ontogénie comparée nous amènent à la même conclusion. Comme c'est la tâche de la phylogénie de retrouver dans le règne végétal les différents états de développement des organes homologues et de comparer les formes pour créer un système, nous pouvons constater que le tissu conducteur des Mousses, représenté par un cylindre central primitif, se retrouve dans le point végétatif des plantes vasculaires, comme état embryonnaire de la stèle. C'est là l'un des cas assez rares où la loi biogénétique se manifeste d'une façon relativement claire dans le règne végétal.

Enfin, il nous reste encore quelques mots à ajouter sur la signification de la classification de l'école française sous un autre rapport. C'est le mérite de M. van Tieghem d'avoir distingué des *régions* et éliminé le terme très ambigu de « système de tissus ». Cette dernière expression est employée dans des sens extrêmement différents. Les uns, parlant d'un système mécanique, assimilateur, sécréteur, etc. (Schwendener, Haberlandt), le prennent dans le sens purement physiologique ; pour la classification morphologique ces systèmes n'ont, par conséquent, aucune valeur. Les autres distinguent, avec Sachs, des faisceaux libéroligneux,

le système épidermique et un système qui contient tout ce qui reste, l'écorce, la moelle, les rayons médullaires, le péricycle, etc. Ce dernier n'est ni morphologique, ni physiogique, il lui manque des caractères positifs. La classification de Sachs ne peut donc être comparée avec celle de M. van Tieghem, comme on l'a souvent fait, car celle-ci est fondée sur des principes tout à fait différents. A celle-là, on ne peut attribuer tout au plus qu'une valeur didactique.

# STRUCTURE

# DE LA TIGE DES CALYCANTHACÉES

Par M. PH. VAN TIEGHEM.

---

Les deux genres Calycanthe (*Calycanthus* Linné) et Chimonanthe (*Chimonanthus* Lindley), qui forment ensemble la petite famille des Calycanthacées, offrent, comme on sait, dans la structure primaire de leur tige, une anomalie singulière, qui fait de cette famille l'une des plus distinctes et des plus originales qu'il y ait dans toute la classe des Dicotylédones, notamment dans le grand ordre des Perpariétées bitegminées, ou Renonculinées, auquel elle appartient (1). Aussi, depuis qu'elle a été reconnue comme telle par Lindley en 1819, a-t-elle été admise par tous les botanistes, à l'exception toutefois de Baillon, qui l'a incorporée en 1868, comme série distincte, à la famille des Monimiacées.

Telle qu'elle a été comprise par tous les anatomistes qui l'ont étudiée, depuis Mirbel, qui l'a découverte et sommairement décrite en 1828, en passant par Gaudichaud (1833), Lindley (1836), Treviranus (1847), Henfrey (1848) et Voronine (1860), jusqu'à M. Lignier (1884 et 1887) et M. Solereder (1899), et telle qu'elle est, en conséquence, exposée dans tous les traités et enseignée dans tous les cours, cette

(1) Ph. van Tieghem, *L'œuf des plantes considéré comme base de leur classification* (Ann. des Sc. nat., Bot., 8e série, XIV, p. 333, 1901).

anomalie serait la même dans les deux genres et consisterait, chez l'un comme chez l'autre, dans la présence au sein de l'écorce, à chacun des angles de la tige carrée, d'un faisceau libéroligneux inversement orienté, c'est-à-dire tournant son liber en dedans et son bois en dehors, bordé d'un arc fibreux sur sa face ligneuse externe, et s'épaississant plus tard par un arc générateur situé entre le liber et le bois, arc générateur qui produit, en dedans, du liber secondaire centrifuge, en dehors, du bois secondaire centripète. Ces quatre faisceaux corticaux ne seraient autre chose que les faisceaux latéraux des deux feuilles opposées supérieures, sortis de la stèle dès la base de l'entre-nœud et montant dans l'écorce avant de se rendre dans ces feuilles au nœud suivant, en même temps que les deux faisceaux médians échappés de la stèle au nœud même.

Pourtant, dès 1885, en s'appliquant à préciser mieux qu'il n'avait été fait jusqu'alors la limite entre l'écorce et la stèle dans la tige de ces plantes, M. Hérail a été conduit à un résultat différent. Pour lui, comme pour tous les auteurs précédents, l'anomalie est bien encore la même dans les deux genres, mais, dans tous les deux, « les faisceaux périphériques prennent naissance dans le péricycle, restent pendant fort longtemps dans cette région et ne sont que fort tard repoussés dans l'écorce, pour devenir corticaux au sens étroit du mot (1) ». En conséquence, il a classé cette disposition, non parmi les anomalies de l'écorce, mais parmi celles du péricycle. Bientôt après, en 1887, M. Lignier a combattu cette manière de voir et affirmé de nouveau que, dans les deux genres, les faisceaux inverses prennent naissance dans l'écorce même où, à tout âge, ils demeurent situés (2). Aussi, plus récemment, en 1899, M. Solereder s'est-il contenté de signaler, en quelques mots, l'opinion de

(1) Hérail, *Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des Dicotylédones* (Ann. des Sc. nat., Bot., 7e série, II, p. 243, 1885).

(2) Lignier, *Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthées* (Arch. bot. du Nord de la France, III, p. 61, en note, 1887).

M. Hérail, en faisant remarquer, non sans raison, qu'elle aurait besoin d'abord d'être confirmée (1).

Sur ce point intéressant et controversé, j'ai voulu me faire une opinion personnelle, et le premier résultat de mes recherches a été que, contrairement à l'avis de tous les auteurs sans exception, il est nécessaire de considérer séparément les deux genres de la famille, parce que l'anomalie se présente chez l'un et chez l'autre avec un caractère différent. Une fois de plus, c'est la preuve que, s'il est désormais indispensable que les classificateurs veuillent bien tenir compte de la structure intime des plantes, il n'est pas moins urgent que les anatomistes consentent à ne pas négliger leur conformation externe.

Étudions donc sommairement la structure primaire de la tige et le mode d'insertion des feuilles d'abord dans le genre Chimonanthe, puis dans le genre Calycanthe.

1. *Structure de la tige du Chimonanthe.* — Le genre Chimonanthe n'est représenté que par une seule espèce, originaire du Japon, le Ch. précoce (*Ch. præcox* (Linné)) (2). Il est caractérisé dans sa morphologie externe, comme on sait, par ses bourgeons écailleux et par ses fleurs solitaires axillaires, développées avant les feuilles, munies de nombreuses bractées, où les feuilles du périanthe sont jaunes en dehors, pourpres en dedans et fortement odorantes, et où l'androcée n'a de fertiles que ses cinq étamines externes. Il l'est tout aussi bien dans sa structure, comme on va voir, par le caractère particulier de l'anomalie de sa tige.

(1) Solereder, *Systematische Anatomie der Dicotyledonen*, p. 30, en note, 1899.

(2) Le *Calycanthus præcox* de Linné a été séparé des autres espèces et constitué en genre distinct, sous le nom de *Chimonanthus*, par Lindley, en 1819. C'est contrairement à la loi de priorité que ce botaniste a changé en même temps son nom spécifique en celui de *Chimonanthus fragrans*, sous lequel il est ordinairement cultivé dans les jardins. M. Hérail dit avoir étudié quatre espèces différentes, savoir : *Calycanthus floridus*, *C. præcox*, *C. grandiflorus* et *Chimonanthus fragrans* (*loc. cit.*, p. 238). Il ne s'est pas aperçu que ces trois derniers noms désignent une seule et même espèce, le *C. grandiflorus* n'étant qu'une variété culturale du *C. præcox*, lequel est identique au *Ch. fragrans*.

Rappelons d'abord que, lorsqu'elle est nettement marquée sur toute la périphérie, la limite entre l'écorce et la stèle de la tige s'établit, suivant les plantes, de trois manières différentes: tantôt par la différenciation totale de l'assise la plus interne de l'écorce, c'est-à-dire de l'endoderme, tantôt par la différenciation totale de l'assise la plus externe de la stèle, c'est-à-dire du péricycle, tantôt de ces deux façons à la fois. Chez le Chimonanthe, c'est la seconde manière qui se trouve réalisée. L'endoderme, en effet, y est dépourvu de cadres subérisés et n'offre pas non plus d'autre différenciation bien nette, si ce n'est parfois une plus grande quantité de grains d'amidon. C'est le péricycle qui est fortement différencié tout autour, mais cette différenciation s'opère en deux temps successifs. Tout d'abord et de bonne heure, il s'y forme, en dehors des faisceaux libéroligneux de la stèle, autant d'arcs fibreux, séparés par des arcs de parenchyme chlorophyllien à parois minces; la limite se trouve ainsi jalonnée. Plus tard, l'assise externe de ces arcs de parenchyme, sans changer la forme de ses cellules, en épaissit et en lignifie fortement les membranes, surtout sur les faces internes et latérales qui se creusent de canalicules, en forme d'U. Ces arcs scléreux relient l'un à l'autre et bord à bord les arcs fibreux primitifs, et le tout forme alors, à la périphérie de la stèle, un étui continu, qui la sépare désormais de l'écorce tout autour et très nettement. A partir de ce moment, la limite est et demeure complète. Sur la coupe transversale d'une branche d'un an parvenue à cet âge, on reconnaît immédiatement, même sans coloration, cet étui mixte, et l'on y distingue facilement les arcs fibreux primitifs, qui sont très brillants, des arcs scléreux ultérieurs, qui sont très sombres. Dans une branche d'un an, complètement développée, étudiée en automne ou en hiver, la sclérose intercalaire du péricycle commence à s'opérer dans le cinquième entre-nœud à partir du sommet; elle progresse ensuite assez lentement et ne s'achève, en fermant tout autour l'étui péricyclique, que du huitième au dixième entre-nœud, c'est-à-dire à environ

30 centimètres de l'extrémité. C'est donc à ce niveau, ou plus bas, qu'il faut pratiquer les coupes si l'on veut saisir aussitôt et avec pleine évidence le véritable état des choses. On voit, par là, combien est inexacte, pour le Chimonanthe, l'assertion de M. Solereder, d'après laquelle le péricycle est dépourvu d'anneaux scléreux, muni seulement de groupes fibreux isolés (1).

Dans une telle coupe transversale, sous l'épiderme incolore, qui est muni, comme on sait, de poils courts unicellulaires, pointus et recourbés vers le haut, scléreux et silicifiés, l'écorce verte s'étend, pareille à elle-même tout autour et sans rien offrir d'anormal, un peu plus mince seulement aux angles de la tige que sur les côtés, formée de deux couches, l'externe à membranes épaissies et brillantes, collenchymateuse et sans méats, l'interne méatique à membranes minces et ternes, renfermant quelques cellules sécrétrices isolées un peu plus grandes, pleines d'huile essentielle. Son assise externe, ou exoderme, produit de bonne heure un périderme réduit à un liège à grandes cellules carrées ou allongées radialement, sans phelloderme. Son assise interne, ou endoderme, n'est différenciée que faiblement par ses grains d'amidon plus nombreux.

La stèle est carrée, à angles arrondis plus proéminents que ceux de la tige. Rangés en une courbe circulaire ou ovale et séparés par des rayons unisériés ou bisériés, les faisceaux libéroligneux sont normaux, ainsi que la moelle qu'ils entourent. Le liber est tout entier mou et ses rayons renferment des cellules oléifères dont la moelle se montre dépourvue. Seul, le péricycle offre quelque chose de remarquable. Mince sur les côtés, où il se réduit à l'étui scléreux hétérogène dont il a été question plus haut et à une ou deux assises de cellules demeurées vivantes en dedans de cet étui, il est beaucoup plus épais sur les angles, où il occupe tout l'espace compris entre la surface carrée de la stèle et la

(1) Solereder, *loc. cit.*, p. 29. Cette assertion est répétée à la page 30.

surface circulaire de l'anneau libéroligneux. Là, il est composé de quatre choses. En dehors est un arc fibreux plus épais et plus large que les arcs fibreux des côtés, auxquels il est réuni par l'assise de cellules sclérifiées en U. Contre le bord interne concave de cet arc s'applique directement une bande tangentielle formée de vaisseaux et de fibres, elle-même recouverte en dedans par un arc plus épais et plus large, qui la dépasse de chaque côté, formé de tubes criblés et de cellules de parenchyme : c'est le faisceau cribrovasculaire inverse bien connu. Enfin les tubes criblés les plus internes, souvent écrasés, de ce faisceau sont séparés des tubes criblés les plus externes, également écrasés, du liber par trois ou cinq assises de grandes cellules demeurées vivantes et renfermant des chloroleucites, qui appartiennent encore au péricycle. Il est de toute évidence qu'ici les faisceaux inverses sont situés à l'intérieur du péricycle, dans la zone moyenne duquel ils se sont différenciés. Il est donc incorrect de les dire, comme on fait, libéroligneux, puisqu'ils sont placés en dehors de la région libéroligneuse. Ce sont des faisceaux cribrovasculaires inverses péricycliques.

Si l'on descend maintenant au-dessous du niveau considéré, en étudiant des entre-nœuds de plus en plus âgés, on y retrouve indéfiniment les faisceaux inverses dans la même situation. Le seul changement qu'ils subissent est de s'épaissir sur place, comme on sait, par un arc générateur situé entre l'arc criblé et la bande vasculaire, qui produit en dedans un arc criblé secondaire centrifuge, en dehors une bande vasculaire secondaire centripète, en un mot, une bande de pachyte inverse, pendant que, de son côté, l'anneau libéroligneux normal s'épaissit par une assise génératrice intercalée au liber et au bois primaires, qui produit en dehors un anneau de liber secondaire centripète, en dedans un anneau de bois secondaire centrifuge, en un mot, un pachyte annulaire direct. Les quatre bandes du pachyte inverse péricyclique demeurent d'ailleurs, à tout âge, indépendantes l'une de l'autre et du pachyte annulaire normal.

Si l'on remonte, au contraire, au-dessus du niveau considéré, en étudiant des entre-nœuds de plus en plus jeunes, on y retrouve encore, et jusqu'au sommet, les faisceaux inverses dans la même situation. Seulement, par suite de la disparition progressive de la sclérose intercalaire du péricycle, qui cesse complètement vers le cinquième entre-nœud, comme il a été dit plus haut, la limite entre l'écorce et la stèle devient de moins en moins apparente. Elle demeure pourtant très nette jusqu'au sommet, puisqu'elle est jalonnée, à d'assez courts intervalles, par les arcs fibreux que le péricycle différencie de très bonne heure, et déjà dans le premier entre-nœud. Pour l'obtenir, il suffit, en effet, de suivre cellule à cellule l'assise de parenchyme chlorophyllien qui relie entre eux bord à bord tous les arcs fibreux. Aucun arc fibreux n'existant, aux angles de la tige, entre les faisceaux inverses et l'anneau libéroligneux, la ligne ainsi tracée s'infléchit en dehors à chaque angle en rattachant aux deux petits arcs fibreux péricycliques voisins le grand arc fibreux superposé au faisceau inverse correspondant. Ces quatre grands arcs fibreux appartiennent donc, comme tous les autres, à la zone externe du péricycle, et, par conséquent, les faisceaux inverses qu'ils recouvrent sont situés, ici aussi, dans la zone moyenne du péricycle.

Les quatre faisceaux cribrovasculaires inverses de la tige du Chimonanthe sont donc dès l'origine et demeurent à tout âge situés dans la zone moyenne du péricycle. Ainsi comprise, cette anomalie est sans autre exemple connu jusqu'à présent, ce qui donne à ce genre un grand intérêt au point de vue de la Science générale. Il nous offre, en effet, un type vraiment nouveau de structure caulinaire monostélique (1). Tout au plus pourrait-on comparer cette disposi-

(1) On sait que la feuille des Ancistrocladacées différencie, dans la zone externe de son péricycle fibreux, des fascicules cribrovasculaires inverses, offrant ainsi une anomalie semblable à celle de la tige du Chimonanthe. Mais, dans ces plantes, l'anomalie n'existe que dans la feuille, la tige ne la présente pas. (Voy. *Journal de Botanique*, XVII, p. 151, 1903.)

tion, et encore ne serait-ce que de fort loin, aux faisceaux cribrovasculaires qui se forment dans le péricycle de certains rhizomes (Acore, diverses Primevères, etc.) et de certaines tiges rampantes (Monstère, etc.), où ils s'anastomosent en réseau pour servir à l'insertion des racines latérales, ce qui leur a fait donner le nom de *réseau radicifère*. Ici, ce n'est pas à l'insertion des racines, mais bien à celle des feuilles que les faisceaux péricycliques contribuent à chaque nœud, et c'est cette contribution qu'il convient maintenant d'examiner.

Insérées, comme on sait, sur les côtés de la tige carrée, deux à chaque nœud diamétralement opposées, les feuilles forment toutes ensemble quatre séries, alternes avec les quatre faisceaux péricycliques qui correspondent aux angles. Au-dessous du nœud, à un niveau où les faisceaux médians des deux feuilles n'ont pas encore quitté l'anneau libéroligneux, il se fait d'abord dans le péricycle, sur chacune des deux faces alternes aux feuilles, un faisceau cribrovasculaire inverse transversal, qui relie l'un à l'autre les deux faisceaux longitudinaux correspondants. Quoique profonde, cette anastomose transverse s'accuse au dehors par un léger bourrelet.

Un peu plus haut, un arc libéroligneux, assez large pour entraîner avec lui en dehors de son liber cinq ou même sept arcs fibreux péricycliques et pour devoir, en conséquence, être considéré comme composé d'autant de faisceaux libéroligneux contigus, se sépare de l'anneau libéroligneux de la stèle pour se diriger vers la feuille, dont il constituera la méristèle médiane. En s'incurvant, il détache sur chaque bord une petite branche qui s'élève en divergeant. Au même niveau, chacun des deux faisceaux péricycliques détache aussi, du côté de la feuille, une branche qui s'élève en divergeant. Ces deux branches voisines s'unissent bientôt et pénètrent dans la feuille, dont elles constituent ensemble, de chaque côté, la méristèle latérale. Un peu plus haut, le faisceau médian émet de nouveau, sur chaque bord, une petite

branche qui va s'unir en arcade avec le faisceau latéral du même côté, en formant entre les trois méristèles de la feuille une anastomose transverse.

Enfin, un peu plus haut encore, lorsque des deux bords de l'ouverture laissée dans l'anneau libéroligneux par le départ du large faisceau médian se sont séparés les deux larges faisceaux en regard destinés à la stèle du rameau axillaire, on voit une branche émanée de chacun des deux faisceaux péricycliques voisins se diriger, en passant en dedans de la méristèle latérale de la feuille, vers le faisceau axillaire correspondant et s'unir à lui. Les faisceaux péricycliques inverses du rameau se trouvent ainsi raccordés à la base avec ceux de la branche qui le porte.

En somme, la stèle de la tige contribue de deux manières, mais très inégales, à l'insertion de la feuille. Sur la face correspondante, sa région normale lui fournit une seule et large méristèle, qui presque tout entière en forme la méristèle médiane. Sur les angles voisins, sa région anormale, c'est-à-dire chacun de ses faisceaux cribrovasculaires inverses péricycliques, ne lui fournit qu'une petite branche qui, en tournant légèrement sur elle-même et en s'unissant à une petite branche de la méristèle médiane, en forme la méristèle latérale. De plus, il se fait à chaque nœud trois anastomoses transverses : la première, dans la tige, entre les faisceaux inverses du péricycle ; la seconde, dans la base de la feuille, entre ses trois méristèles ; la troisième, entre les faisceaux du péricycle de la tige et les faisceaux du péricycle du rameau axillaire. Mais, en aucun point, il n'y a d'anastomose dans la stèle entre les faisceaux inverses péricycliques et les faisceaux directs normaux ; les deux systèmes sont et demeurent complètement indépendants.

2. *Structure de la tige des Calycanthes.* — A la structure caulinaire du Chimonanthe, ainsi bien connue, comparons maintenant celle des Calycanthes, en prenant pour type le C. fleuri (*C. floridus* Linné), que j'ai particulièrement étudié,

non sans m'être assuré toutefois que les autres espèces, notamment le C. lisse (*C. lævigatus* Wildenow) et le C. occidental (*C. occidentalis* Hooker et Arnott), offrent les mmes caractères essentiels.

Originaire de l'Amérique du Nord, ce genre est caractérisé dans sa morphologie externe, comme on sait, par ses bourgeons nus, non écailleux, et par ses fleurs solitaires terminales, développées après les feuilles, munies à la base de deux paires de bractées seulement, où les feuilles du périanthe sont concolores et rouge foncé, et ou l'androcée possède environ treize étamines fertiles, qui sont plus internes que les stériles. Dans sa structure, il ne l'est pas moins nettement, comme on va voir, par le caractère différent de l'anomalie de la tige.

Comme dans le Chimonanthe, la limite entre l'écorce et la stèle y est marquée de bonne heure par la différenciation, dans la zone externe du péricycle, d'arcs fibreux séparés par des arcs de parenchyme vert. Mais, ici, la sclérose externe ultérieure de ces arcs de parenchyme ne se produit pas et les arcs fibreux demeurent indéfiniment isolés; du moins, les ai-je encore trouvés tels dans une tige de quatre ans. Il ne se fait donc pas d'étui scléreux mixte et, par suite, la limite des deux régions n'est à tout âge que jalonnée de distance en distance. Pour demeurer ainsi moins apparente, elle n'en est pas moins facile à tracer, comme il a été dit plus haut pour la région jeune de la tige du Chimonanthe.

Les arcs fibreux péricycliques se différenciant ici sous les angles à la même distance du centre que sous les côtés, il en résulte que, sur la coupe transversale, la ligne ainsi tracée est circulaire. La stèle est donc cylindrique, avec un péricycle pareil, également mince, tout autour de l'anneau libéroligneux et en tout point normal. C'est l'écorce qui est ici le siège de l'anomalie.

Comme dans le Chimonanthe et sous un épiderme semblable, elle se compose de deux couches, l'externe collen-

chymateuse sans méats, l'interne à membranes minces, méatique et pourvue de grandes cellules oléifères ; son exoderme produit aussi le périderme, et son endoderme n'est pas non plus nettement différencié. Mais, ici, elle est plus épaisse aux angles que sur les côtés, et là, elle renferme dans sa zone interne quatre cordons entourés chacun d'un endoderme particulier. Entre l'endoderme du cordon et celui de la stèle, il n'y a d'ordinaire qu'une ou deux assises de parenchyme chlorophyllien ; le cordon est donc très voisin de la stèle.

Il se compose, en dehors, d'un large arc fibreux, plus épais en son milieu où il fait saillie en dedans en forme de crête, de manière à offrir sur son bord interne deux concavités. Dans chacune d'elles est logé un paquet de vaisseaux mêlés de parenchyme, bordé en dedans par un arc épais de tubes criblés mêlés de parenchyme, formant ensemble un faisceau cribrovasculaire inverse dirigé obliquement par rapport au rayon. L'arc fibreux externe recouvre donc deux pareils faisceaux, qui divergent vers l'intérieur en forme de V renversé. Entre les arcs criblés et les paquets vasculaires se trouve un arc générateur commun aux deux faisceaux, produisant en dedans du tissu criblé centrifuge, en dehors du tissu vasculaire centripète ; tout en épaississant le cordon, ces tissus secondaires relient l'un à l'autre par le milieu les deux faisceaux d'abord séparés et tendent à les unir en un seul faisceau bilobé en dedans et en dehors, à lobes écartés en dedans, rapprochés en dehors. Chacun des deux arcs criblés primitifs, qui demeurent toujours bien distincts en devenant les deux lobes internes, est bordé en dedans par un arc fibreux plus étroit et plus mince que l'arc fibreux externe ; ces deux petits arcs fibreux des lobes sont reliés bord à bord, l'un à l'autre en dedans et au grand arc fibreux externe sur les côtés, par une assise de cellules de parenchyme, qui, çà et là, peut se sclérifier plus tard. La couche hétérogène ainsi formée, jointe aux deux faisceaux voisins qu'elle enveloppe, constitue une méristèle, dont elle est le péridesme.

Chacun des cordons angulaires ainsi composé est donc une méristèle corticale. C'est comme si, dans le Chimonanthe, chacun des faisceaux angulaires inverses de la stèle en était sorti, avec la couche de péricycle qui l'entoure, notamment avec l'arc fibreux externe qui le recouvre, pour cheminer désormais librement dans la zone interne de l'écorce, non loin de sa position première. Avec cette différence toutefois que, dans le Chimonanthe, le faisceau inverse est simple, tandis qu'ici chaque méristèle renferme deux faisceaux inverses géminés et divergents.

Sur la tige ainsi constituée, l'insertion des deux feuilles s'opère à chaque nœud, *mutatis mutandis*, comme chez le Chimonanthe. Il y a donc d'abord, sur chacune des faces alternes aux feuiles, une anastomose transverse dans l'écorce entre les deux méristèles correspondantes. Puis, il y a formation de la méristèle latérale de la feuille par la réunion d'une branche détachée du bord du large faisceau médian avec une branche séparée de la méristèle corticale du côté de la feuille. Puis, c'est une anastomose, dans la base de la feuille, entre la méristèle médiane et les deux latérales. Enfin, c'est l'insertion de la méristèle corticale du rameau axillaire sur celle de la branche qui le porte. En aucun point, il n'y a d'anastomose entre la méristèle corticale et la stèle sous-jacente.

3. *Conclusions*. — En résumé, dans le Chimonanthe, la stèle offre à sa périphérie, à partir d'un certain âge, un étui scléreux mixte, qui la sépare de l'écorce tout autour. Dans les Calycanthes, cet étui fait défaut à tout âge. C'est là déjà, entre les deux genres, une différence marquée, qui est indépendante de l'anomalie de structure commune à tous les deux.

Dans le Chimonanthe, l'écorce est normale, c'est la stèle qui est quadrangulaire et anormale. L'anomalie consiste dans la présence à chaque angle, dans la zone moyenne du péricycle épaissi, sous un faisceau fibreux péricyclique plus

grand que les autres, d'un faisceau simple cribrovasculaire inversement orienté. Ce faisceau s'épaissit par un pachyte propre, indépendant du pachyte annulaire normal, et contribue, comme l'anneau libéroligneux, mais dans une très faible proportion, à la formation de la feuille.

Dans les Calycanthes, la stèle est cylindrique et normale; c'est l'écorce qui est épaissie aux angles et anormale. L'anomalie consiste dans la présence à chaque angle, dans la zone corticale interne, près de la stèle, d'une méristèle renfermant, sous un péridesme où se différencient trois arcs fibreux, deux faisceaux cribrovasculaires inverses, qui divergent vers l'intérieur et s'épaississent par un pachyte commun. Ces méristèles corticales contribuent, comme la stèle, mais pour une petite part seulement, à la formation des feuilles. Elles sont donc, au même titre que la stèle, des éléments constitutifs de la tige, et c'est par erreur qu'on les a considérées jusqu'ici comme de simples méristèles foliaires.

De là, dans la structure de la tige, trois notables différences entre ces deux genres. Venant s'ajouter à celles qu'offrent déjà la morphologie externe et la distribution géographique, elles en rendent la distinction plus nette encore qu'elle n'était admise jusqu'à présent. Aussi est-il désormais impossible d'adhérer à l'opinion exprimée en 1891 par Prantl (1), et adoptée récemment par M. O. Kunze (2), d'après laquelle ces deux genres doivent être réunis en un seul, le Chimonanthe n'étant qu'une simple section du genre Calycanthe.

De ces deux formes de l'anomalie, c'est celle du Chimonanthe qui est la moins aberrante, tant par la simplicité du faisceau cribrovasculaire inverse que par sa situation dans le péricycle. Celle des Calycanthes marque un stade plus

(1) Engler et Prantl, *Nat. Pflanzenfamilien*, III, 2, p. 93, 1891.

(2) Tom von Post et Kunze, *Lexicon generum phanerog.*, p. 67, 1904. — Au nom de *Calycanthus* (Linné, 1759), M. O. Kunze a substitué, comme plus ancien, celui de *Beurera* (Ehret, 1755). J'ai cru devoir, dans ce travail, conserver le nom linnéen.

avancé, où le faisceau inverse non seulement est sorti de la stèle au nœud cotylédonaire avec la couche de péricycle qui l'entoure, par une sorte de pincement de la côte correspondante, pour constituer dans l'écorce une méristèle indépendante, mais encore s'est dédoublé en deux faisceaux voisins divergents. De ces deux genres, c'est donc le Chimonanthe, le genre japonais, qui se montre le plus ancien et c'est de lui que les Calycanthes, le genre américain, semble être dérivé.

Qu'on la considère sous l'une ou l'autre de ces formes, c'est-à-dire dans l'un ou l'autre des deux genres de la famille, l'anomalie de structure de la tige des Calycanthacées est jusqu'à présent sans autre exemple connu. Par là, cette petite famille non seulement se montre distincte de toutes les autres, mais offre un grand intérêt au point de vue de la Morphologie générale.

Pour terminer, il reste à comparer les conclusions de ce petit travail aux résultats obtenus par les deux auteurs qui se sont occupés le plus récemment de la question, M. Lignier et M. Hérail.

Pour M. Lignier, comme pour tous les auteurs précédents, l'anomalie des Calycanthacées est la même dans les deux genres constitutifs de la famille et, comme pour tous les auteurs aussi, à l'exception de M. Hérail, elle est dès le début et demeure indéfiniment localisée dans l'écorce. Pourtant, en étudiant la tige du Chimonanthe, ce botaniste n'a pas manqué d'y apercevoir et même d'y figurer l'étui scléreux qui, à partir d'un certain âge, comme on l'a vu, limite la stèle et qui passe en dehors des faisceaux inverses. « Les éléments internes du parenchyme cortical, dit-il, sont sclérifiés. Ils forment une gaine mécanique continue, peu épaisse, accolée aux îlots fibreux libériens de la couronne normale. Vis-à-vis des massifs angulaires, cette gaine se détache de la couronne normale et englobe ces massifs ; figures 1 et 2, pl. IV (1). »

(1) *Loc. cit.*, p. 56, 1887.

Cette attribution de l'étui scléreux à l'écorce et les deux figures sur lesquelles elle s'appuie sont inexactes. Jamais, en effet, on ne trouve l'assise scléreuse accolée à la face externe des arcs fibreux, comme elle est représentée figure 2. Si elle occupait réellement cette position, elle résulterait de la sclérose de l'endoderme; c'est l'endoderme qui fournirait tout autour la limite de l'écorce et de la stèle, et notre conclusion relative à la situation des faisceaux inverses dans le péricycle n'en serait pas changée. Mais il n'en est pas ainsi. La sclérose a son siège dans l'assise circulaire qui renferme les fibres externes des arcs fibreux; elle n'enveloppe donc pas ces arcs, mais les réunit seulement bord à bord en un étui mixte continu, qui est péricyclique. Il est vrai que M. Lignier nie dans la tige de ces plantes l'existence d'un endoderme et d'un péricycle et y attribue les arcs fibreux au liber (1). Mais alors les arcs scléreux qui les réunissent bord à bord seraient, eux aussi, libériens, et puisque l'étui scléreux tout entier libérien ainsi formé enveloppe les faisceaux inverses, il en faudrait conclure que ceux-ci sont, à plus forte raison, libériens et non pas corticaux.

M. Lignier attribue d'ailleurs aussi de pareilles cellules scléreuses à l'écorce de la tige des divers Calycanthes qu'il a étudiés (2). Je n'en ai jamais trouvé trace dans ce genre, même dans une tige âgée, notamment dans une branche de quatre ans du C. fleuri. N'y aurait-il pas eu ici confusion avec le Chimonanthe?

Contrairement à l'opinion de Voronine, qui les croyait reliés à chaque nœud avec l'anneau libéroligneux normal, M. Lignier a reconnu la complète indépendance des faisceaux inverses par rapport à cet anneau, depuis le niveau inférieur où ils sont constitués comme tels, c'est-à-dire depuis le nœud cotylédonaire, jusqu'au sommet de la tige (3). Ainsi qu'on l'a vu plus haut, cette indépendance, fait très important

(1) *Loc. cit.*, pp. 22, 112 et 113.
(2) *Loc. cit.*, pp. 47 et 55.
(3) *Loc. cit.*, p. 113.

pour l'intelligence de la structure de ces plantes, existe tout aussi bien si les faisceaux inverses sont péricycliques, comme dans le Chimonanthe, que s'ils sont corticaux, comme dans les Calycanthes. Chez ces derniers, elle suffirait à prouver qu'ils ne sont pas de simples faisceaux foliaires.

Pour M. Hérail, l'anomalie est aussi la même dans les deux genres, mais, dans l'un comme dans l'autre, les faisceaux inverses prennent naissance dans le péricycle, y restent quelque temps, puis en sortent pour s'établir dans l'écorce, sans que l'auteur précise, ce qui serait pourtant nécessaire, ni l'époque de cette sortie, ni le mécanisme suivant lequel elle s'opère (1). Il n'en est pas ainsi, comme on le sait maintenant. Quand les faisceaux inverses sont péricycliques, comme dans le Chimonanthe, ils le demeurent indéfiniment. Quand ils sont corticaux, comme dans les Calycanthes, ils le sont dès l'origine. Il est probable que c'est la confusion de ces deux genres, regardés à tort comme ayant la même structure caulinaire et pouvant dès lors indifféremment être pris l'un pour l'autre, qui a trompé M. Hérail. Quand il a vu les faisceaux inverses dans le péricycle, c'était sans doute chez le Chimonanthe, bien qu'il n'y ait pas aperçu l'étui scléreux si caractéristique ; quand il les a vus dans l'écorce, c'était sans doute chez un Calycanthe. La différence dépend, en effet, non de l'âge de la tige considérée, mais du genre auquel elle appartient. C'est pour ne l'avoir pas compris qu'après s'être approché de la vérité plus qu'aucun de ses devanciers, M. Hérail l'a pourtant laissée échapper.

(1) Hérail, *loc. cit.*, p. 241, 1885.

# LE LIBER PRÉCURSEUR DANS LE SAPIN PINSAPO

(*Abies Pinsapo*).

Par M. G. CHAUVEAUD.

---

Le liber des Conifères est caractérisé par la présence d'éléments spéciaux, formant ensemble un tissu de transition entre les cellules du conjonctif et les tubes criblés proprement dits. Afin d'indiquer l'origine primordiale de ces éléments, nous les avons désignés sous le nom d'éléments précurseurs des tubes criblés (1). Dans la description courante, nous les appelons plus brièvement *tubes précurseurs*, donnant au tissu formé par leur réunion le nom de *liber précurseur*.

Ces éléments ont en effet une forme tubulaire caractéristique et leur longueur est toujours très grande, par rapport à leur diamètre. En raison de cette forme, ils avaient déja attiré l'attention des observateurs, et Strasburger notamment, dans ses belles recherches sur le tissu conducteur des plantes, signale la présence d'éléments tubulaires, en dehors du liber primaire de la racine du *Taxus baccata* (2). Mais il les rattache au péricycle, les assimilant aux éléments tubulaires qui se trouvent en dehors du liber primaire de la tige de plusieurs Conifères, en particulier, du *Pinus sylves-*

(1) G. Chauveaud, *De l'existence d'éléments précurseurs des tubes criblés chez les Gymnospermes* (C. R. Acad. des Sc., 30 juin 1902).

(2) Ed. Strasburger, *Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen*. Iena, 1891, p. 137.

*tris*, où il les regarde comme pouvant être des éléments sécréteurs (1). Or, les tubes, situés en dehors du liber primaire de la tige, dans le Pin sylvestre et dans beaucoup d'autres Conifères, sont en effet des tubes sécréteurs. Ils font partie d'un appareil très répandu dans toutes ces plantes, et atteignant déjà, dans leur embryon, un développement tout à fait remarquable (2). Ce qui peut ajouter à la confusion, c'est qu'il existe aussi de ces tubes sécréteurs, en dehors du liber de la racine du *Taxus baccata* ; mais ces tubes sécréteurs, au lieu d'être au contact du liber primaire, comme dans la tige, en sont séparés par d'autres éléments qui doivent être distingués avec soin, parce que malgré leur forme tubulaire, ils ont un rôle différent. Ce sont précisément ces éléments qui représentent là, pour nous, le liber précurseur (3).

Dans le *Taxus baccata* ce liber précurseur est si peu différencié qu'il persiste, après la résorption du liber primaire. On s'explique donc aisément qu'il ait été rattaché au péricycle, et non au faisceau libérien. Mais quand on suit les modifications progressives que présentent ces éléments tubulaires, dans les différentes plantes, depuis le cas où ils ne présentent aucune modification spéciale de leur paroi, jusqu'au cas où ils sont pourvus de nombreux cribles bien développés, on est conduit à les rattacher au faisceau libérien dans tous les cas.

S'il est facile de définir le liber précurseur, en disant qu'il est intermédiaire par ses caractères, comme par sa situation, au péricycle et au liber primaire, il est moins aisé de définir, avec rigueur, le tube précurseur lui-même. Nous venons de dire, en effet, que ces tubes précurseurs peuvent présenter, dans leur différenciation, des degrés très divers dans la racine

(1) *Loc. cit.*, p. 90.

(2) G. Chauveaud, *Disposition du nouvel appareil sécréteur dans le Cèdre de l'Himalaya* (*Cedrus Deodora*) (Bull. du Mus. d'Hist. nat., 1903, p. 243).

(3) G. Chauveaud, *Recherches sur le mode de formation des premiers tubes criblés dans la racine des Cryptogames vasculaires et des Gymnospermes* (Ann. des Sc. nat., 8e série, t. XVIII, p. 261).

des différentes plantes. Ils offrent aussi une différenciation progressive dans une même plante, soit au même niveau, de la périphérie vers le centre ; soit en s'élevant de la radicule vers les cotylédons. Ce sont donc des éléments de transition pouvant présenter tous les états intermédiaires, entre la cellule de parenchyme et le tube criblé complètement différencié.

Quand nous avons voulu décrire la disposition du liber précurseur, dans un exemple particulier, nous avons choisi une plante présentant un type moyen (1), dans lequel le liber précurseur, peu différencié dans la racine, se différencie en s'élevant vers les cotylédons, de façon à présenter, au sommet de l'hypocotyle, des cribles nettement marqués.

Nous voudrions, à présent, faire connaître un type extrême, dans lequel le liber précurseur est très différencié, même dans la racine. Pour cela, nous choisirons le Sapin Pinsapo et, comme toujours, nous étudierons une plantule très jeune, en décrivant successivement ce tissu dans chacune des parties dont elle se compose.

*Radicule.* — Dans le méristème terminal, les premiers éléments différenciés sont les éléments sécréteurs dont l'extrémité inférieure avoisine les cellules initiales. Ensuite, ce sont les cellules du liber précurseur qui cessent de se cloisonner et acquièrent une taille supérieure aux autres éléments de la stèle ; de telle sorte qu'on peut les reconnaître, de très bonne heure, tant sur les coupes transversales, que sur les coupes longitudinales.

Sur les coupes transversales, faites à quelques millimètres du sommet et observées directement, sans aucun traitement préalable, on voit, dans la stèle, plusieurs grandes taches plus claires que le reste de la coupe. Ces taches sont formées par le liber précurseur (L°, fig. 1), leur nombre correspond au nombre des faisceaux libériens. Elles sont un peu plus nettement délimitées vers l'intérieur que vers l'extérieur.

(1) G. Chauveaud, *Développement des éléments précurseurs des tubes criblés dans le Thuia orientalis* (Mus. d'Hist. nat., 1902, p. 447).

car les éléments qui les constituent présentent avec les cellules du péricycle une différence de taille peu accusée, tandis qu'avec les cellules du liber primaire (L, fig. 1), cette différence de taille est plus marquée. Les taches formées par le

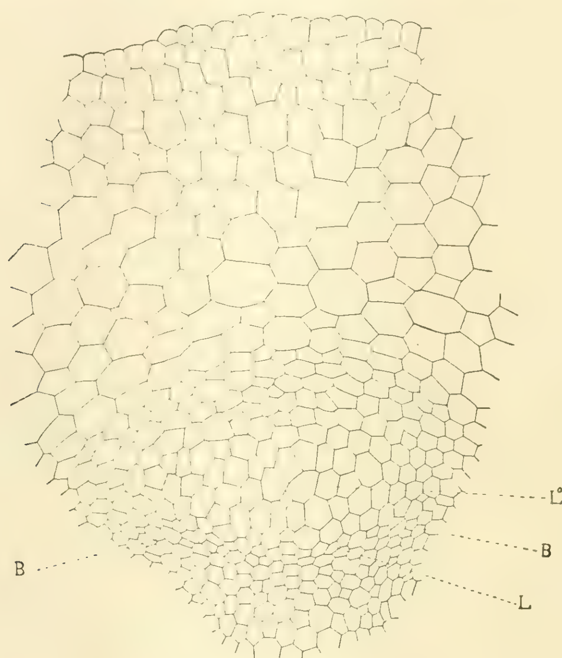



Fig. 1. — Portion d'une coupe transversale de la radicule, menée au voisinage du sommet. *Abies Pinsapo.* — L°, liber précurseur constitué par des tubes précurseurs ayant déjà acquis une grande taille, mais ne présentant encore aucune différenciation spéciale de leur paroi; L, liber primaire formé d'éléments plus petits, encore non différenciés; B, futur faisceau ligneux.

liber précurseur sont d'autant plus claires que ses éléments ont une taille plus grande, surtout dans le sens de leur longueur, parce qu'alors la coupe peut ne présenter aucune de leurs cloisons transversales et offrir, par suite, une transparence assez grande.

Le nombre de ces taches claires est souvent de quatre, et la radicule possède quatre faisceaux libériens. Dans ce cas, la forme de chaque tache est peu allongée dans le sens tan-

gentiel. Quand il y a cinq taches, par conséquent cinq faisceaux libériens, leur forme est presque circulaire, tandis qu'elle est très allongée tangentiellement, quand le nombre se réduit à trois seulement.

Pendant un certain temps, l'accroissement de leur taille et la transparence de leur contenu sont les seuls caractères auxquels on puisse reconnaître les éléments du liber précurseur qui deviennent ainsi de véritables tubes. Sur les coupes longitudinales, ces tubes se montrent plus longs que les cellules péricycliques (exception faite des tubes sécréteurs), et leurs extrémités, au lieu d'être rectangulaires, comme dans ces cellules, sont disposées obliquement.

Le liber précurseur de la radicule du Sapin Pinsapo se montre donc jusqu'ici semblable à celui qu'on rencontre d'ordinaire, dans la racine de la plupart des Conifères, tel en particulier que nous l'avons décrit dans le *Thuia orientalis* (1).

Mais, au lieu de s'arrêter à ce stade de développement, il poursuit sa différenciation et, bientôt, la paroi de ses tubes se modifie, en de nombreux points, pour donner naissance à autant de cribles que l'on peut désormais mettre en évidence, à l'aide des réactions spéciales.

Sur la paroi, vue de face, ces cribles se montrent comme autant de petites plages se détachant nettement, par leur coloration foncée, sur le fond clair de la paroi. Ces plages ont une forme souvent circulaire et une taille petite, mais on peut observer, sur un même tube, de nombreuses variations dans leur forme ainsi que dans leurs dimensions. Elles correspondent à des portions épaissies de la paroi, pourvues de fines ponctuations dont le nombre est proportionnel à la grandeur des plages. En coupe transversale, ces cribles (R, fig. 2) se présentent comme autant de petits mamelons faisant saillie de part et d'autre de la paroi, et chaque saillie est arrondie sur ses bords, de façon à avoir son maximum d'épaisseur dans sa région centrale.

(1) *Loc. cit.*

C'est au moment où commencent à se produire les cloisonnements secondaires, en dedans du liber primaire (L, fig. 2), que la différenciation des tubes précurseurs présente son maximum. C'est ce stade qui a été choisi pour montrer (fig. 2) la disposition et l'aspect que présentent alors les cribles ; toutefois les pores qui traversent ces cribles n'ont pas pu être indiqués, en raison du grossissement faible de la figure 2 et des figures suivantes. On voit que le liber précurseur (L°), composé de trois assises irrégulières de tubes, forme un îlot allongé tangentiellement, séparé latéralement de chaque faisceau ligneux, par deux assises irrégulières de conjonctif et, extérieurement, de l'endoderme (E, fig. 2) par un péricycle épais de trois à quatre assises disposées aussi irrégulièrement et contenant un certain nombre de tubes sécréteurs (S, fig. 2).

Les tubes précurseurs externes possèdent des cribles moins nombreux et d'ordinaire moins distincts que les tubes internes; en outre, ils ne possèdent ces cribles que sur leurs faces internes et latérales, leurs faces externes en étant dépourvues. Les tubes précurseurs moyens et les tubes précurseurs internes peuvent présenter des cribles sur toutes leurs faces et l'on peut dire d'une façon générale, que les cribles sont d'autant plus développés qu'ils appartiennent à des tubes plus internes. Les parois terminales de ces tubes précurseurs, disposées le plus souvent obliquement, comme nous l'avons déjà dit, et très rarement planes, sont d'ordinaire peu épaissies et uniformément ponctuées dans toute leur étendue. Toutefois, elles peuvent présenter des plages criblées épaissies, assez semblables aux plages des parois longitudinales, surtout chez les tubes internes.

La différenciation du liber précurseur de *A. Pinsapo* est si grande que l'un de ses tubes internes peut ne présenter, avec le tube criblé qui lui fait suite, aucune différence appréciable. Il se continue en effet, vers l'intérieur, avec d'autres tubes plus étroits, pourvus de cribles nombreux. Ces tubes représentent les tubes criblés des auteurs précédents. Ils

sont disposés en deux assises irrégulières constituant le liber primaire (L, fig. 2). En dedans, les cellules (F, fig. 2

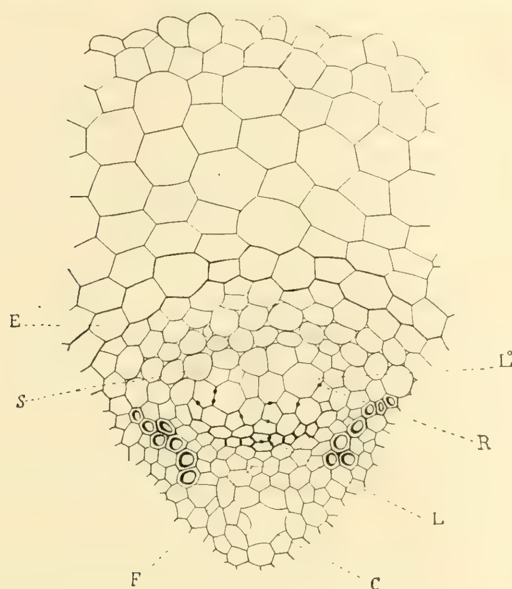



Fig. 2. — Portion d'une coupe transversale de la radicule, menée à quelque distance du sommet. *A. Pinsapo*. — L°, liber précurseur à son maximum de différenciation ; R, crible de la paroi longitudinale des tubes précurseurs ; L, liber primaire formé de tubes criblés bien différenciés ; F, début des formations secondaires ; E, endoderme ; S, tube sécréteur péricyclique ; C, canal sécréteur axile.

qui doivent donner naissance aux formations secondaires commencent à se cloisonner.

Dans la radicule, à ce stade, chaque faisceau libérien se montre donc formé : 1° d'une portion externe très épaisse, liber précurseur (L°) ; 2° d'une portion moyenne peu épaisse, liber primaire (L) ; 3° d'une portion interne en voie de développement, qui formera le liber secondaire.

Si l'on suit plus longtemps le développement de la radicule de cette plante, on constate que les tubes précurseurs perdent, peu à peu, leur turgescence et entrent en voie de régression. Sous la poussée des formations secondaires qui augmentent rapidement, ces tubes se déforment, leurs parois

se plissent diversement et finissent par s'appliquer les unes contre les autres, formant ensemble une bande irrégulière, qui, pendant longtemps, persiste comme dernier vestige du liber précurseur. Plus tard, les membranes constituant ensemble cette bande, sont elles-mêmes complètement digérées et, dès lors, il ne reste aucune trace du liber précurseur. C'est le liber primaire qui se trouve au contact du péricycle. Enfin, plus tard encore, le liber primaire est résorbé à son tour, et c'est le liber secondaire qui arrive au contact du péricycle.

*Racine.* — Si au lieu de suivre le développement de la radicule, nous suivons le développement d'une radicelle, issue directement de la radicule, nous retrouverons exactement les mêmes formations que nous venons de décrire, et, il en serait de même pour une radicelle d'ordre quelconque, les seules différences portant sur le nombre des faisceaux qui est assez variable.

On peut donc dire que le liber précurseur existe au début de toute racine d'*A. Pinsapo* et qu'il s'y présente avec un grand développement et une différenciation remarquable.

*Hypocotyle.* — Si l'on fait des coupes transversales à un niveau quelconque dans l'hypocotyle, on retrouve encore sur les coupes, observées sans traitement préalable, des taches claires correspondant au liber précurseur. Ces taches tranchent même plus vivement, sur le reste de la coupe, parce que les tubes précurseurs sont de taille plus grande que dans la racine, et aussi, parce que la plupart des autres cellules sont bourrées de matières de réserve qui les rendent opaques.

Ces tubes précurseurs se continuent directement avec ceux de la radicule. Quand le nombre des faisceaux libériens de l'hypocotyle égale le nombre des faisceaux libériens de la radicule, chaque faisceau de l'hypocotyle est la continuation directe d'un faisceau de la radicule. En général, le nombre de ces faisceaux devient plus grand, à mesure

qu'on s'éloigne de la radicule. Dans ce cas, l'un des faisceaux

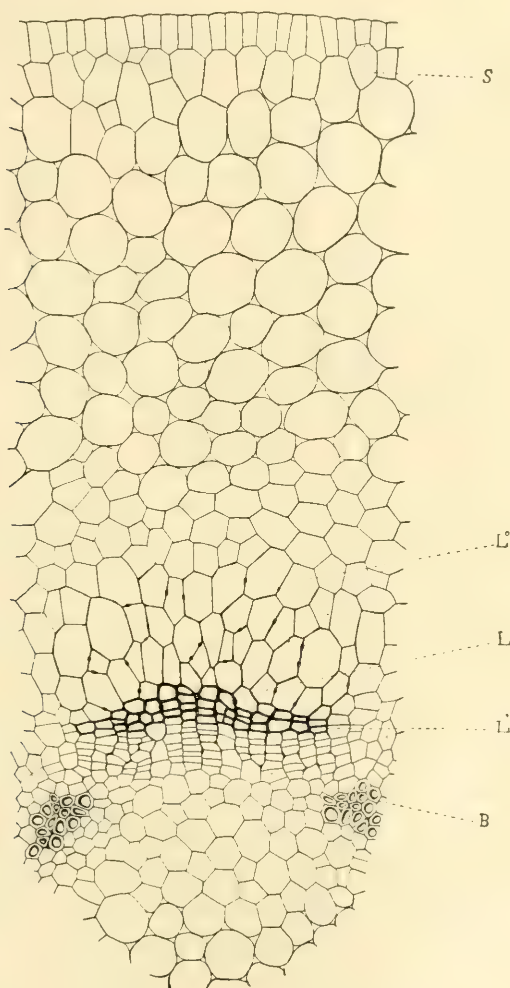



Fig. 3. — Portion de coupe transversale de l'hypocotyle, menée à peu de distance du sommet. *A. Pinsapo.* — L°, liber précurseur; L, liber primaire; L', liber secondaire; B, faisceau ligneux; S, tube sécréteur sous-épidermique. D'autres tubes sécréteurs péricycliques existent, en dehors des faisceaux ligneux, par conséquent hors des limites de cette portion de coupe.

libériens s'élargit à mesure qu'il s'élève, acquérant un nombre plus grand d'éléments, puis se sépare, suivant le

rayon, en deux portions qui deviennent chacune un faisceau libérien distinct.

S'il y a, par exemple, quatre faisceaux libériens dans la radicule et cinq faisceaux libériens dans l'hypocotyle, trois de ces derniers seront la continuation directe de trois des faisceaux de la radicule, tandis que les deux autres seront le résultat du partage, suivant le rayon, du quatrième faisceau radiculaire.

A la partie supérieure de l'hypocotyle, le nombre des faisceaux libériens s'accroît encore, afin de devenir égal au nombre des cotylédons, qui est de sept le plus souvent. Aussi un peu plus bas, le liber précurseur s'étale, augmentant le nombre de ses éléments qui arrivent à occuper une très grande partie de la stèle.

En s'élevant ainsi de la radicule vers les cotylédons, on constate qu'il se produit une différenciation progressive du liber. Comme la différenciation du liber précurseur était déjà très grande dans la radicule, ainsi que nous l'avons vu, il en résulte qu'elle se trouve plus grande encore, au sommet de l'hypocotyle qui constitue, par suite, la région la plus favorable à l'observation des tubes précurseurs.

On voit sur la figure 3, qui représente la portion d'une coupe menée à quelque distance, au-dessous de la base des cotylédons, quelle place considérable est occupée par le liber précurseur (L°, fig. 3) et quelle est la grandeur de ses éléments. Les tubes précurseurs se distinguent notamment des cellules péricycliques par un accroissement de leur diamètre dans le sens radial. Comme dans la radicule, les tubes précurseurs externes n'ont pas de cribles sur leurs faces externes, tandis que les tubes internes en possèdent d'ordinaire sur toutes leurs faces. Ces derniers communiquent vers l'intérieur avec les tubes criblés proprement dits (L, fig. 3), qui constituent le liber primaire. Ce liber primaire est beaucoup moins épais et beaucoup moins étendu, dans le sens tangentiel, que le liber précurseur. Ses éléments présentent un diamètre plus petit que les précédents, mais la limite entre ces

deux libers est fort peu tranchée. En dedans, se trouve le liber secondaire (L') dont les éléments sont disposés en files radiales déjà assez développées.

Dans l'hypocotyle comme dans la radicule, le liber précurseur, après avoir acquis son maximum de différenciation, entre peu à peu en voie de régression et est finalement complètement résorbé. Sa résorption est d'ailleurs plus rapide que dans la racine. Souvent même, surtout dans les plantules qui ont eu à souffrir des conditions extérieures, le liber précurseur est résorbé avant que les formations secondaires libéroligneuses aient pris un grand développement. On trouve alors, à la place qu'il occupait auparavant, une grande lacune traversée par des sortes de trabécules formées des débris des tubes précurseurs. Plus tard, ces lacunes disparaissent, les tissus qui les entourent prennent leur place, sous la poussée des formations nouvelles, et finalement, les débris des tubes précurseurs eux-mêmes sont résorbés.

En s'élevant de la radicule vers les cotylédons, nous avons constaté que le liber subit une différenciation progressive et une accélération dans son développement. Cette accélération est plus manifeste encore en ce qui concerne le bois. Elle se traduit par la suppression des premières phases de son développement. Les premiers vaisseaux progressivement, cessent de se produire, de telle sorte qu'au sommet de l'hypocotyle, les vaisseaux qui se montrent, en premier lieu, sont superposés au liber. Cette suppression commence vers la base de l'hypocotyle, mais elle s'accomplit lentement et c'est seulement à son sommet que la disposition superposée se trouve réalisée. Le passage de la position alterne à la position superposée se fait donc, dans cette plante, au sommet de l'hypocotyle.

*Cotylédons.* — L'appareil conducteur ayant acquis la disposition superposée au sommet de l'hypocotyle, il est évident que, dans les cotylédons, il présentera cette même disposition. Chaque cotylédon reçoit un faisceau libéroligneux qui continue directement le faisceau libéroligneux du sommet

de l'hypocotyle. En particulier, le liber précurseur se continue dans chaque cotylédon où il forme un large cordon (L°, fig. 4) du côté externe du faisceau libéroligneux.

Sur les coupes transversales, observées directement, on voit la tache claire formée par ce liber précurseur, et on s'assure à l'aide des réactifs, que ses éléments possèdent de

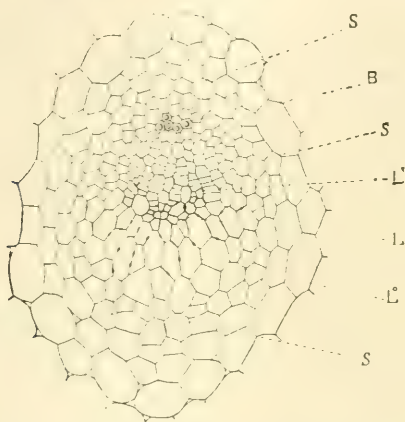



Fig. 4. — Portion centrale d'une coupe transversale d'un cotylédon non encore épanoui, menée au milieu de sa longueur. *A. Pinsapo.* — L°, liber précurseur; L, liber primaire; L', liber secondaire; B, bois; S, S, S, tubes sécréteurs situés : 1° au-dessus du bois; 2° au-dessous du liber précurseur; 3° dans le liber secondaire.

nombreux cribles. Toutefois, le liber précurseur est moins épais que dans l'hypocotyle, et ses tubes sont aussi de taille un peu plus faible. Le liber primaire qui lui fait suite (L, fig. 4) est peu épais, tandis que le liber secondaire (L') est relativement plus développé que dans l'hypocotyle et sa différenciation est surtout plus rapide.

En dehors du liber précurseur, on trouve un certain nombre d'éléments sécréteurs (S) dont les uns sont au contact des tubes précurseurs externes, tandis que les autres en sont séparés par une ou plusieurs cellules du péridesme. D'autres éléments sécréteurs (S), de même forme tubulaire, existent aussi dans le péridesme, au-dessus du bois. Enfin, dans le liber secondaire, il se forme aussi un ou plusieurs tubes sécré-

teurs (S), situés généralement dans la région médiane du faisceau.

Bien que dans les cotylédons, les formations secondaires libéroligneuses aient une importance assez limitée, on constate cependant une résorption, plus ou moins complète, du liber précurseur, qui se produit tardivement.

A l'inverse de ce qui a lieu pour le système radiculaire, où le liber précurseur persiste au début du développement de toute radicelle, dans le système caulinaire et foliaire, le liber précurseur ne se retrouve plus au-dessus des cotylédons. C'est le liber primaire qui représente la première formation libérienne, dans tous les membres nouveaux qui se produisent au-dessus de ce niveau. Quand on étudie la tige, on s'adresse rarement à l'hypocotyle, de même quand on étudie la feuille, on ne s'adresse que rarement aux cotylédons. En agissant ainsi, on pourrait donc décrire le développement de l'appareil conducteur de la tige et de la feuille du Sapin Pinsapo, sans avoir à mentionner le liber précurseur. C'est là encore un exemple que nous pouvons invoquer en faveur de la méthode que nous nous efforçons de faire prévaloir, laquelle méthode consiste à étudier le développement de l'appareil conducteur, à partir de l'embryon, et non à partir du sommet d'un rameau ou d'une feuille quelconque.

ORIGINE SECONDAIRE

# DU DOUBLE FAISCEAU FOLIAIRE

## CHEZ LES SAPINS (ABIES) ET LES PINS (PINUS)

**Par M. G. CHAUVEAUD.**

---

Dans un certain nombre de Pins et de Sapins, la feuille définitive possède, dans sa nervure, à l'état adulte, un système libéroligneux considéré jusqu'ici, comme un double faisceau libéroligneux provenant de la bifurcation du faisceau unique qui pénètre dans son pétiole. Nous avons eu l'occasion de suivre le mode de dédoublement de ce faisceau, en étudiant le développement de la feuille définitive du Sapin Pinsapo, et nous avons constaté que, dans cette feuille, le faisceau libéroligneux est primitivement indivis, dans toute sa longueur. C'est seulement au cours du développement, et par suite de modifications secondaires, que ce dédoublement est obtenu. Dans la présente note, nous nous proposons d'établir que c'est par une modification secondaire semblable, que se produit le dédoublement du faisceau libéroligneux dans tous les Pins et Sapins où l'on indique l'existence d'un double faisceau foliaire.

*Abies bracteata.* — Nous choisissons de préférence cette espèce, pour exemple, parce que, parmi les Sapins ayant un double faisceau foliaire, elle a été indiquée comme possédant un double faisceau, non seulement dans sa feuille définitive,

mais encore dans ses feuilles primordiales et même dans ses cotylédons.

C'est sur une feuille définitive que nous allons suivre le développement, la séparation du faisceau se produisant dans les autres feuilles, par les mêmes formations secondaires qui sont seulement moins précoces et moins développées. Afin d'avoir des feuilles très jeunes, il faut s'adresser à des pousses encore à demi enfermées par les écailles du bourgeon. Il suffit ensuite de pratiquer, dans ces feuilles successives, des séries de coupes transversales, pour assister à la marche du développement que nous allons décrire, en supposant toujours la feuille vue en coupe transversale.

Au début, le faisceau se présente sous forme d'un îlot circulaire qui se distingue du parenchyme environnant, par la taille plus petite de ses cellules ; il constitue ce qu'on a distingué depuis longemps sous le nom de cordon de procambium. De part et d'autre de ce cordon, on voit le canal sécréteur déjà bien développé, auprès du bord de la feuille.

D'abord disposées sans orientation définie, les cellules du cordon procambial se divisent dans différentes directions, mais bientôt le cloisonnement présente une orientation régulière et les cellules nouvelles ainsi formées se disposent en files sensiblement parallèles.

En même temps, se produit la différenciation des premiers tubes criblés. Ces tubes sont situés au milieu de la face inférieure du cordon procambial. Très rapidement, de nouveaux tubes criblés se différencient au-dessus des précédents, aux dépens des cellules des files radiales et on a bientôt quatre ou cinq assises de tubes criblés, bien différenciés, dont les derniers appartiennent aux formations secondaires, ainsi que cela est facile à constater.

Les premiers tubes criblés ont une durée très éphémère. A peine ont-ils acquis leur maximum de différenciation, que déjà ils entrent en voie de régression, alors que le premier vaisseau n'est pas encore différencié et ne peut, pour cette raison, être indiqué avec certitude.

Peu après, ce premier vaisseau se différencie à la face supérieure du cordon procambial qui est désormais un faisceau libéroligneux. Ce premier vaisseau (B, fig. 1), dans beaucoup de cas, paraît nettement provenir d'une cellule issue du cloisonnement secondaire, occupant l'extrémité supérieure d'une de ces files parallèles, qui ont pris naissance aux dépens du cordon procambial. Sur de nombreuses coupes transversales d'une même feuille, assez jeune, on peut constater cette disposition primitive du faisceau libéroligneux, telle que nous l'avons représentée (fig. 1). Il y a alors quatre files d'éléments secondaires nettement distinctes occupant la région médiane du faisceau, et, de part et d'autre de ces files, se trouve un parenchyme dans lequel on ne reconnaît encore aucune orientation particulière, bien que ses cellules se soient multipliées, pour suivre l'accroissement de la région médiane. A la face inférieure du liber, on voit les premiers tubes criblés (L, fig. 1) déjà à demi résorbés.

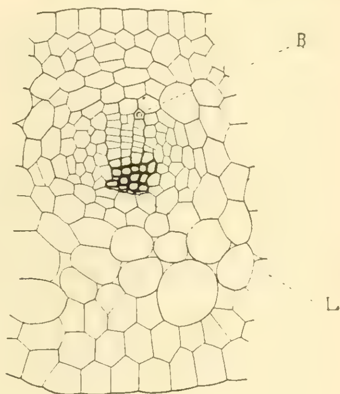



Fig. 1. — Portion d'une coupe transversale de feuille définitive. *Abies bracteata*. État jeune. — L, liber formé à sa partie inférieure de tubes criblés en voie de régression, à sa partie supérieure de tubes criblés en voie de différenciation aux dépens des éléments secondaires ; B, bois représenté à ce moment par un seul vaisseau, et formant avec le liber (L) un faisceau libéroligneux unique.

Un peu plus tard, la différenciation se poursuivant, tant du côté libérien que du côté ligneux, les cellules situées de part et d'autre du premier vaisseau et au-dessous de lui, se différencient, à leur tour, et l'on a ainsi un certain nombre de vaisseaux (B, fig. 2). Les cellules situées de part et d'autre des quatre files médianes, subissent, à leur tour, un cloisonnement orienté de façon à donner de nouvelles files, parallèles aux précédentes auxquelles elles s'ajoutent pour élargir

le faisceau qui, à un certain stade (fig. 2), comprend une douzaine de ces files parallèles.

Tandis que les cellules situées à l'extrémité supérieure de ces files, se différencient en vaisseaux, les cellules situées à leur extrémité inférieure se différencient en tubes criblés. Cette différenciation se fait d'ailleurs, de proche en proche,

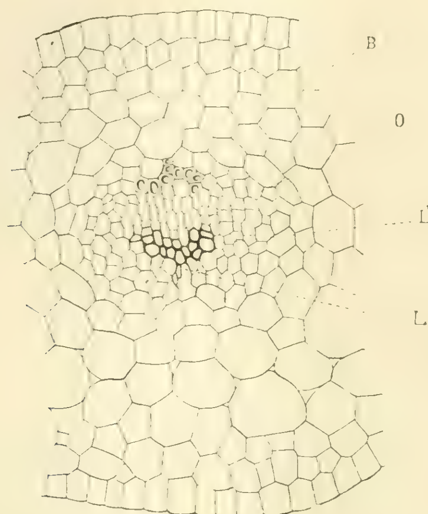



Fig. 2. — *A. bracteata.* État plus âgé que le précédent (fig. 1). — L, liber primitif, réduit à une lacune à la partie supérieure gauche de laquelle se voient encore deux tubes criblés incomplètement résorbés ; L', liber secondaire ; B, bois ; O, une des files médianes ayant cessé de cloisonner ses cellules qui deviennent plus grandes et demeurent à l'état de conjonctif, provoquant ainsi, plus tard, la séparation des formations libéroligneuses.

à partir de la région médiane du faisceau, de telle sorte que l'on a, à un certain moment du développement, une largeur correspondant à six files, par exemple, pour le bois (B, fig. 2) et à huit files pour le liber (L', fig. 2).

A la face inférieure du faisceau libéroligneux, la résorption des tubes criblés les plus anciens se poursuit. Toute la masse des tubes criblés, que l'on voyait à leur maximum de différenciation (fig. 1), a disparu ; elle est maintenant indiquée par une lacune (L, fig. 2), au bord supérieur gauche de

laquelle se voient encore deux de ces tubes criblés incomplètement résorbés.

Les files cellulaires médianes (O, fig. 2), à partir de ce stade, vont cesser de multiplier leurs cellules qui continuent de s'accroître, sans se cloisonner, et sans se différencier, soit en tubes criblés, soit en vaisseaux. Par suite, le bois, dans sa région médiane, va cesser de s'épaissir et il en sera de même du liber, au-dessus de la région médiane duquel ne s'ajoutent plus de nouveaux tubes criblés. Comme la résorption des tubes criblés les plus anciens se poursuit toujours, il arrive que, dans cette région médiane, tous disparaissent, ne laissant d'autre trace qu'une petite bande irrégulière formée par les débris incomplètement résorbés de leurs membranes (L, fig. 3). Les deux portions latérales du liber (L′, fig. 3) se trouvent désormais séparées.

Les files cellulaires, situées de part et d'autre des files médianes, continuent à multiplier leurs cellules qui se différencient, en bois à leur partie supérieure, en liber à leur partie inférieure. Par les progrès du développement, de nouvelles files cellulaires se sont ajoutées aux précédentes, de part et d'autre, élargissant encore le faisceau libéroligneux qui comprend maintenant plus de vingt de ces files parallèles (fig. 3). Les nouvelles files cellulaires se comportent comme les précédentes et se différencient, de proche en proche, vers le haut en bois, vers le bas en liber, de telle sorte que le bois et le liber ont à présent une grande largeur. Leur épaisseur a peu augmenté, surtout celle du liber, parce que, à mesure que de nouveaux éléments se différencient, les plus anciens disparaissent. Nous avons dit que la totalité du liber correspondant aux files médianes avait disparu ; il en est de même du bois, un peu plus tard.

Ce sont les premiers vaisseaux qui s'atrophient d'abord et disparaissent, puis les vaisseaux qui les suivent s'atrophient à leur tour, et l'on peut voir les restes de plusieurs de ces vaisseaux (B, fig. 3), qui subsistent dans la lacune résultant de la disparition du bois primitif.

A mesure que s'achève la résorption du liber médian, les cellules voisines du conjonctif prennent peu à peu sa place, de telle sorte que ces cellules (O, fig. 3) séparent désormais l'une de l'autre les deux parties latérales (L') du liber et il y

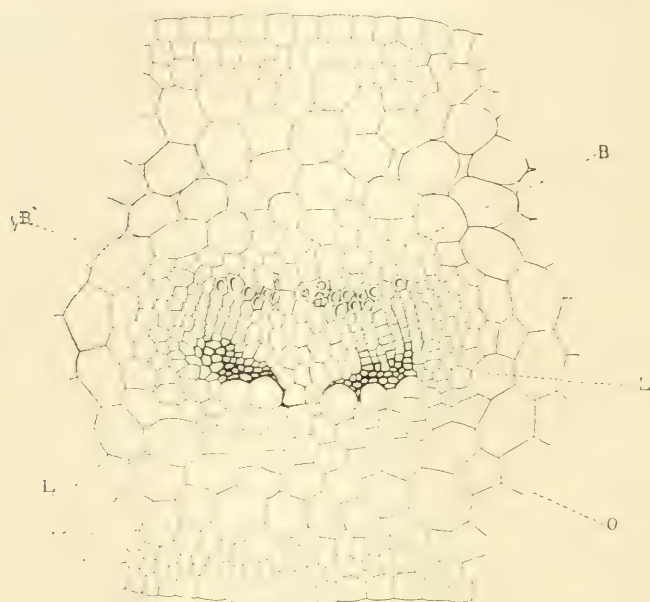



Fig. 3. — *A. bracteata*. État plus âgé que celui de la figure 2, montrant la séparation du faisceau primitivement indivis. — L, bande formée par les tubes criblés, en voie de résorption, dernier vestige du faisceau libérien médian primitif ; L', liber secondaire ; O, cellules de conjonctif, d'origine secondaire, séparant les deux groupes libériens (L') ; B, vaisseaux en voie de résorption, dans une lacune produite par la disparition du faisceau ligneux primitif ; B', bois secondaire.

a continuité entre le conjonctif médian et le conjonctif péridesmique, aussi bien à la partie supérieure qu'à la partie inférieure. En effet, les vaisseaux les plus anciens continuant à disparaître, il ne reste plus aucun élément du bois primitif et la séparation des deux parties latérales du bois secondaire augmente peu à peu.

Nous ne poursuivrons pas plus loin le développement de l'appareil conducteur, dans la feuille du Sapin à bractées. Il nous suffit d'avoir assisté à la transformation progressive

du faisceau unique en un faisceau formé de deux parties bien distinctes et nettement séparées l'une de l'autre. Dans la suite du développement, la séparation de ces deux parties ne fait que s'accentuer, car les files de cellules situées de part et d'autre des files médianes cessent à leur tour de multiplier leurs cellules qui demeurent longtemps à l'état de parenchyme, augmentant la largeur de la bande médiane qui sépare les deux groupes libéroligneux.

Plus tard, cette bande médiane se sclérifie ainsi que le péridesme, formant avec lui un tissu qui paraît avoir même nature. Aussi, étudiant exclusivement des feuilles adultes, certains auteurs ont-ils regardé l'ensemble de ce tissu sclérifié, comme ayant même origine. Pour eux, une portion du tissu périphérique pénétrait, à la façon d'un coin, entre les deux faisceaux, à mesure que se produit leur bifurcation, et donnait ainsi naissance à cette bande médiane.

Ayant rappelé ci-dessus, que le double faisceau de la feuille du Sapin Pinsapo a l'origine secondaire, que nous venons de décrire, il nous reste à constater qu'il en est ainsi chez toutes les autres espèces de ce genre, pourvues d'un double faisceau foliaire, dont nous avons pu suivre le développement, telles que *A. cilicica*, *A. numidica*, *A. brachyphylla*. Nous ne décrirons pas, pour ces différentes espèces, la marche du développement. Elle ne présente avec celle de *A. bracteata*, que des différences sans importance, pour l'objet de la présente étude qui est d'établir l'origine secondaire du double faisceau foliaire chez les Sapins.

Anfin d'édtere la même conclusion aux Pins, nous allons étudier en détail la marche du développement du faisceau foliaire, dans une plante de ce genre, en prenant pour exemple une espèce des plus faciles à se procurer, le Pin Pignon.

*Pinus Pinea*. — Dans ce Pin, l'appareil conducteur de la feuille définitive se présente, au début, sous forme d'un cordon de procambium (P, fig. 4) dont la section transversale est à peu près circulaire. Bientôt, à la face inférieure de cet

îlot, se différencient plusieurs tubes criblés (L, fig. 4), tandis que les cellules, situées immédiatement au-dessus de ces premiers tubes criblés, se divisent pour donner naissance à de nouvelles cellules qui se disposent en files régulières, prenant ainsi l'aspect caractéristique des formations secondaires (F, fig. 5). De nouveaux tubes criblés se différencient au-dessus des précédents, et leur nombre augmente à

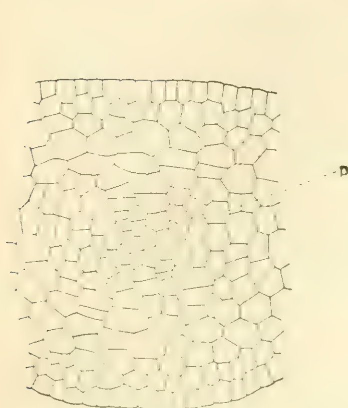



Fig. 4. — Portion de la coupe transversale d'une feuille définitive. *Pinus Pinea*. État très jeune. — P, cordon de procambium ou première ébauche de l'appareil conducteur.

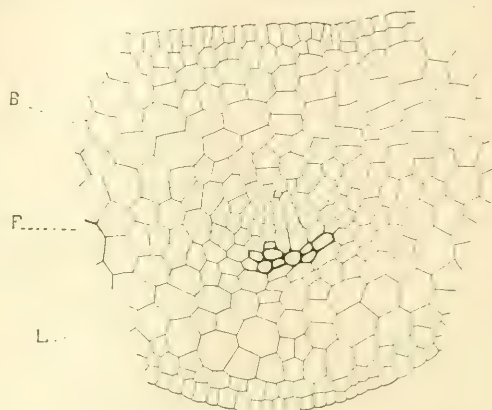



Fig. . — Portion de la coupe transversale d'une feuille définitive. *P. Pinea*. État plus âgé que le précédent (fig. 4). — L, liber formé par des tubes criblés disposés en assises irrégulières ; B, bois représenté par un seul vaisseau ligneux en voie de différenciation ; F, cellules disposées en files régulières, d'origine secondaire.

chaque assise nouvelle. Ces assises nouvelles sont disposées sous forme d'arcs réguliers. Ici, comme chez les Sapins, les premiers tubes criblés ont une courte durée et ils entrent en voie de régression, quand le premier vaisseau commence à se différencier.

Ce premier vaisseau (B, fig. 5) est situé au milieu du bord supérieur du faisceau libéroligneux, et correspond au centre des cercles concentriques dont les assises de tubes criblés représentent les arcs. Les cellules situées de part et d'autre de ce premier vaisseau, et au-dessous de lui, se différencient

ensuite, de proche en proche, pour donner autant de nouveaux vaisseaux, d'abord réunis en un groupe presque arrondi (B, fig. 6). Entre ce groupe ligneux et les arcs de liber le nombre des files cellulaires s'accroît rapidement, aux dépens des cellules procambiales situées de part et d'autre. Ces files sont disposées comme autant de rayons partant du

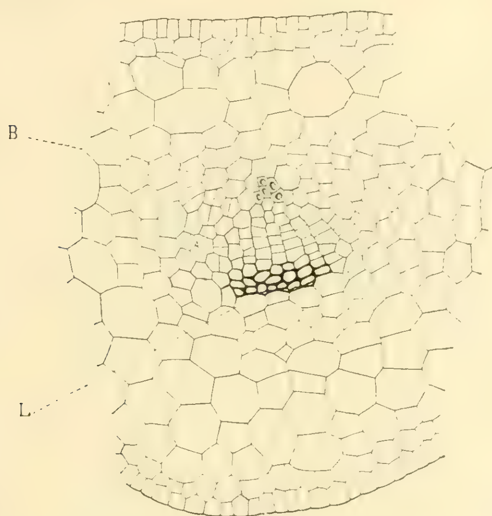



Fig. 6. — *P. Pinea.* État plus âgé que celui représenté (fig. 5). — L, tubes criblés primaires en voie de régression, au-dessous des tubes criblés secondaires bien différenciés ; B, bois. Le faisceau libéroligneux est nettement indivis.

groupe ligneux, à la façon des lames d'un éventail ouvert (fig. 7).

A un certain moment, il y a entre le dernier vaisseau et le dernier tube criblé de la file médiane, de cinq à six cellules qui vont cesser de se diviser et continuer à croître, devenant ainsi beaucoup plus grandes (O, fig. 7) que les cellules voisines. A partir de ce moment, la résorption des tubes criblés les plus anciens (L, fig. 6) se continuant, le liber s'amincit, dans sa région médiane qui n'est plus renouvelée par l'apport de tubes criblés nouveaux, et bientôt il ne forme plus qu'une ligne, irrégulièrement épaissie (L, fig. 7), unis-

sant encore les deux portions libériennes (L', fig. 7) situées de part et d'autre.

L'arrêt de cloisonnement frappe ensuite la file située à

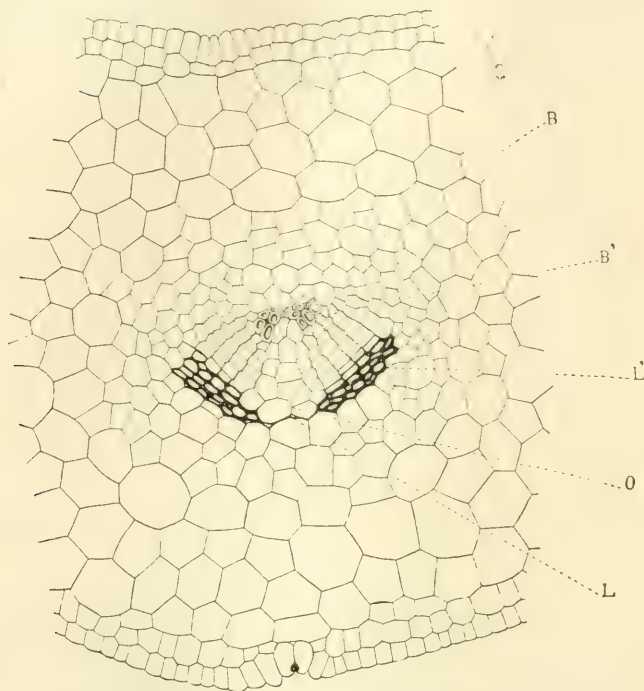



Fig. 7. — *P. Pinea.* État encore plus âgé que le précédent (fig. 6). — L, bande libérienne provenant du liber médian incomplètement résorbé ; L', portion latérale du liber secondaire ; B, vaisseaux médians en voie de résorption ; B', portion latérale du bois secondaire ; O, cellules de conjonctif, d'origine secondaire séparant l'un de l'autre les deux groupes libériens (L').

droite et à gauche de la file médiane, et les cellules de chacune de ces files s'accroissent, à leur tour, formant avec les cellules de la file médiane une bande de parenchyme qui se continue directement avec le péridesme, après que les tubes criblés correspondant à leurs files respectives ont eux-mêmes disparu.

La résorption qui a frappé la portion la plus ancienne du liber, frappe, à son tour, la portion la plus ancienne du

bois, mais, de même que les premiers vaisseaux se différencient après les premiers tubes criblés, de même aussi, les premiers vaisseaux persistent un certain temps, après la dis-

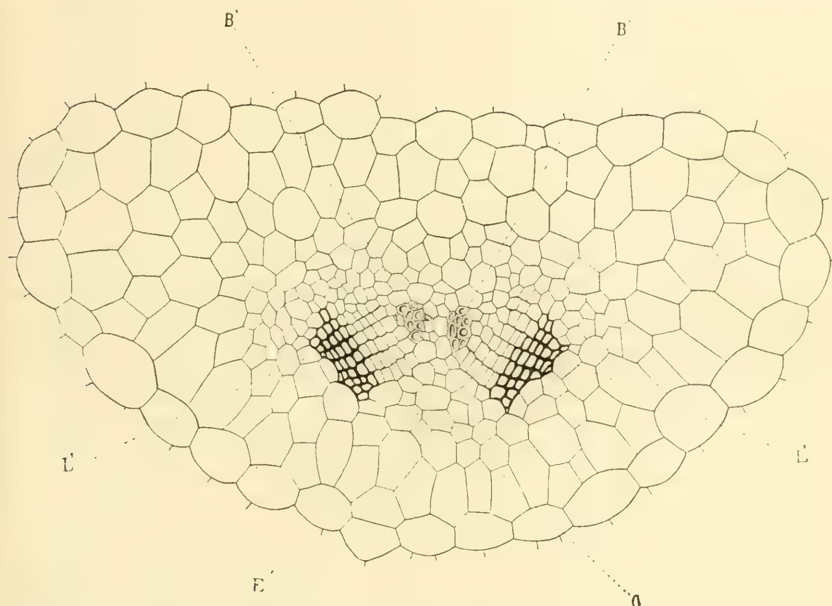



Fig. 8. — *P. Pinea.* État beaucoup plus âgé que le précédent (fig. 7), mais non encore adulte. — L', liber secondaire ; B', bois secondaire ; O, cellules de conjonctif, d'origine secondaire, séparant l'un de l'autre les deux groupes libéroligneux secondaires, de façon à donner en apparence deux faisceaux nettement distincts et séparés ; E, endoderme qui commence à se différencier.

parition des premiers tubes criblés. Ce sont également les premiers vaisseaux qui disparaissent les premiers. Par conséquent, d'abord le vaisseau médian et supérieur, puis les vaisseaux qui le touchent en dessous et de part et d'autre, de telle sorte que, bientôt, les vaisseaux correspondant à la file médiane sont en voie de régression et forment ensemble une bande mince (B, fig. 7) qui relie encore les deux portions latérales ligneuses (B', fig. 7) du faisceau, comme la bande des tubes criblés atrophiés reliait précédemment les deux portions latérales du liber. La résorption de ces vaisseaux médians devenant complète, les deux portions laté-

rales du bois (B', fig. 8) deviennent séparées par des cellules de parenchyme qui ont pris la place des vaisseaux disparus.

Ce sont surtout les cellules provenant des files radiales qui, en s'accroissant, et sous la poussée des formations nouvelles, prennent ainsi la place des éléments disparus, dans la région médiane. Désormais, la bande médiane de parenchyme (O, fig. 8) est continue avec le péridesme en haut et en bas, l'espace qui sépare les deux groupes ligneux s'augmentant encore par la disparition des vaisseaux anciens. Mais par suite de l'avance prise dans son développement, par le liber, la séparation des deux groupes libériens (L') s'accentue plus rapidement que celle des groupes ligneux (B'). Il en résulte que les deux groupes libéroligneux, ainsi séparés, prennent l'aspect de deux faisceaux libéroligneux de plus en plus divergents (fig. 8).

Bien que le développement de l'appareil conducteur soit loin d'être achevé, il est inutile de le suivre dans ses phases ultérieures, car ainsi que dans les Sapins, les modifications qui se produisent ensuite ne font qu'accentuer la séparation des deux groupes dont nous connaissons exactement l'origine.

L'examen des quelques figures qui représentent plusieurs des phases successives de ce développement dans une feuille de Pin suffit d'ailleurs à l'indiquer. On peut aisément constater que dès la quatrième phase, par exemple, aucun des éléments conducteurs ne présente une origine primaire, ou même procambiale, puisque non seulement les quelques éléments différenciés directement, aux dépens des cellules procambiales, ont disparu, mais que, depuis, de nombreux éléments secondaires ont disparu à leur tour. Et, cependant, cette quatrième phase correspond à un état de différenciation peu avancé.

Par conséquent, quand on étudie une feuille arrivée à son complet développement, on se trouve en présence d'éléments conducteurs de formation encore plus récente. Il ne faut donc pas s'étonner que l'étude exclusive de cette structure

adulte ait conduit certains auteurs à une interprétation peu en accord avec la réalité des faits.

Dans le Pin, comme dans le Sapin, notre description s'applique au développement du faisceau, considéré vers la moitié de la longueur de la feuille. Près de son sommet, les éléments secondaires sont moins nombreux, aussi l'écartement des deux groupes libéroligneux peut-il être fort réduit.

Au sujet des autres Pins qui possèdent un double faisceau foliaire, nous ne reprendrons pas la marche de son développement, car elle s'effectue de la même manière, dans les différentes espèces où nous avons pu la suivre. Nous signalerons seulement la disposition extrême qui se trouve réalisée dans le Pin sylvestre (*P. sylvestris*).

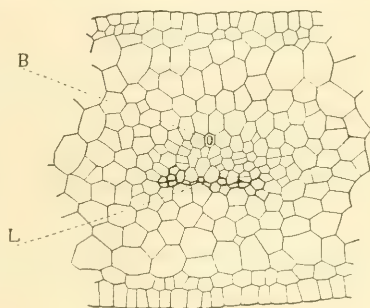



Fig. 9. — Portion d'une coupe transversale de feuille définitive. *P. sylvestris*. État très jeune. — L, liber déjà en voie de résorption, dans sa portion médiane ; B, bois formé par un seul premier vaisseau médian, montrant bien l'origine unique du faisceau.

Dans cette plante, les deux groupes libéroligneux sont très écartés l'un de l'autre, dans la feuille adulte. Cela indique une séparation plus précoce que dans les exemples précédents, et en effet, même dans des feuilles jeunes, on constate que cette séparation existe déjà. Il faut observer des feuilles tout à fait au début de leur formation, pour constater que le faisceau libéroligneux est d'abord indivis. Il y a dans le développement de l'appareil conducteur de cette feuille une accélération très grande. Ainsi, la première disposition qu'il présente (fig. 9) correspond à une phase qui se montre beaucoup plus tardivement dans l'espèce précédente.

Le développement du liber, dans sa région moyenne, est pour ainsi dire supprimé avant d'avoir fonctionné, puisqu'on ne peut déceler la présence que d'une seule assise de tubes criblés dont la régression commence, dès qu'on peut

mettre leur différenciation en évidence (L, fig. 9). Par contre, le bois dont le développement est toujours plus tardif est représenté d'abord par un seul vaisseau (B, fig. 9), situé exactement au milieu de la face supérieure du faisceau. Plus tard, de nouveaux vaisseaux se différencient de façon à former bientôt un groupe qui demeure un certain temps indivis, au milieu de la face supérieure du faisceau. Enfin les deux portions latérales du liber sont déjà très écartées l'une de l'autre, qu'on peut encore constater les traces de cette origine primitive du bois.

Ainsi, même dans ce cas extrême, où les deux groupes libéroligneux sont très écartés l'un de l'autre, on peut établir que leur séparation est une modification d'origine secondaire. Nous avons donc justifié l'interprétation que nous proposons, en tête de cette note, et qui consiste à regarder le double faisceau foliaire des Pins et des Sapins, à l'état adulte, comme une formation d'origine secondaire.

(1) G. Chauveaud, *De la continuité de l'évolution foliaire dans le Sapin Pinsapo* (*Abies Pinsapo*) (Bull. du Mus. d'Hist. nat., mai 1904).

SUR LES

# GENRES GASLONDIE ET PSILOXYLE

CONSIDÉRÉS COMME MEMBRES CERTAINS

## DE LA FAMILLE DES MYRTACÉES

**Par PH. VAN TIEGHEM.**

---

Les deux genres monotypes Gaslondie (*Gaslondia* Vieillard), de la Nouvelle-Calédonie, et Psiloxyle (*Psiloxylum* A. du Petit-Thouars), de l'île Maurice, ont été classés en 1867 par Bentham et Hooker à la suite de la famille des Myrtacées, parmi les *Genera anomala* (1). Depuis lors, le premier a été d'abord directement incorporé à cette famille (Baillon, 1887), puis il en a été formellement exclu (MM. Constantin et Dufour, 1885 ; M. Lignier, 1890), pour être enfin, en dernier lieu, relégué de nouveau à sa suite comme insuffisamment connu (M. Niedenzu, 1893). Le second en a été exclu par tous les botanistes, qui l'ont rattaché tour à tour, mais toujours avec doute, aux Lythracées, aux Théacées et aux Samydacées, ou même ont proposé d'en faire le type d'une famille nouvelle.

L'étude de la structure, jusqu'ici inconnue, de la tige et de la feuille de ces deux remarquables plantes, m'a convaincu

(1) Bentham et Hooker, *Genera*, I, p. 274 et p. 1006, 1867.

qu'elles appartiennent bien certainement l'une et l'autre à la famille des Myrtacées. La présente Note résume cette étude et justifie cette conclusion.

## 1. — Sur le genre Gaslondie.

Vieillard a récolté à la Nouvelle-Calédonie, dans les montagnes près de Balade et de Wagap, en 1855-60, un arbuste fleurissant en décembre, dont il a fait en 1865 le type du genre nouveau Gaslondie (*Gaslondia*) et qu'il a décrit sous le nom de G. amphoricarpe (*G. amphoricarpa*) (1). Il n'a pas hésité à le classer dans la famille des Myrtacées et, puisque le fruit y est charnu, dans la tribu des Myrtées. De toutes les autres Myrtées, il se distingue notamment par la trimérie du calice, de la corolle et du pistil, ainsi que par la grande longueur du tube formé au-dessus du départ du style par la concrescence du calice, de la corolle et de l'androcée, tube qui surmonte plus tard le fruit et le fait ressembler à une amphore : d'où le nom spécifique.

La même année, Seemann, ayant observé à Londres, dans l'Herbier du British Museum, une plante récoltée par Anderson à la Nouvelle-Calédonie en 1774, en faisait le type du nouveau genre Cuphéanthe (*Cupheanthus*) et la décrivait sous le nom de C. austro-calédonien (*C. austro-caledonicus*). D'après lui, ce genre appartient aussi, sans aucun doute, à la famille des Myrtacées (2).

Peu de temps après, en 1867, Bentham a émis des doutes sur les véritables affinités de ces deux genres, qu'il a relégués à la suite des Myrtacées, parmi les *Genera anomala* (3). En outre, il s'est demandé si le premier ne serait pas identique au second. Cette question ne peut être résolue définitivement que par la comparaison des deux échantillons types,

(1) Vieillard, *Notes sur quelques plantes intéressantes de la Nouvelle-Calédonie* (Bull. de la Soc. Linn. de Normandie, X, p. 96, 6 mars 1865).

(2) Seemann, *Flora vitiensis*, p. 76, 1865-1873.

(3) Bentham et Hooker, *Genera plant.*, I, p. 274 et 1006, 1867.

comparaison qui n'a pas été faite jusqu'à présent. Aussi, en 1893, l'*Index Kewensis*, d'une part, et M. Niedenzu, de l'autre, regardent-ils encore les deux genres comme distincts, quoique l'un et l'autre insuffisamment connus (1). Pourtant Baillon, préjugeant affirmativement la question, a considéré en 1877 e nom de *Gaslondia* comme synonyme de *Cupheanthus*, en même temps qu'il réunissait celui-ci au genre *Eugenia*. C'est sans doute pourquoi, en 1885, MM. Costantin et Dufour et bientôt après, en 1886, M. Lignier, qui ont étudié tous trois l'échantillon de Vieillard, ont désigné la plante sous le nom de *Cupheanthus*. Mais c'est à tort, car, même si l'identité des deux échantillons venait à être reconnue, c'est sous le nom de Gaslondie amphoricarpe, comme ayant été publié le premier, que la plante devrait être désignée.

Cette remarque faite, on ne s'occupera ici que de la plante de Vieillard.

1. *Structure de la tige et de la feuille.* — C'est un arbuste à feuilles caduques, verticillées par trois. Triangulaire la première année, où elle porte les feuilles en correspondance avec ses angles, la tige devient plus tard cylindrique en s'épaississant par la formation d'un pachyte, en même temps que sa surface, d'abord brune et lisse, blanchit et se fendille, par la production d'un périderme, dans les entre-nœuds qui séparent les larges cicatrices des feuilles tombées. Les feuilles sont simples et sans stipules, pétiolées, à limbe coriace, étroit et long, mesurant 25 centimètres de long sur 4 centimètres de large, atténué à la base et au sommet, penninerve à bord entier, à nervures latérales visibles sur les deux faces, réunies près du bord par une nervure marginale.

Sous un épiderme glabre à membranes lignifiées, la tige a

(1) M. Niedenzu dit que, « d'après l'opinion de Bentham et de Baillon, *Gaslondia* est un synonyme de *Cupheanthus* » (*Nat. Pflanzenfam.*, III, 7, p. 105); de Baillon, oui, mais de Bentham, non; ce botaniste n'a fait que poser la question, que Baillon a résolue plus tard affirmativement, sans justifier cette solution.

une écorce épaisse, renfermant des cellules seléreuses isolées et beaucoup de cellules à mâcles d'oxalate de calcium. A sa périphérie, on observe quelques poches sécrétrices oléifères, espacées et disposées sur un seul cercle. L'endoderme n'y est pas nettement différencié. En rapport avec la disposition ternée des feuilles, la stèle est triangulaire. Le péricycle renferme des fibres, groupées en petits paquets rapprochés, ou isolées. Le liber secondaire est stratifié, formé d'une alternance de petits groupes criblés, de petits paquets de fibres et de petits groupes de cellules à mâcles cristallines. Le bois secondaire est normal. La moelle, qui est triangulaire, contient beaucoup de cellules cristalligènes et toute sa périphérie est occupée par une couche continue de tubes criblés, mêlés de parenchyme, bordée en dedans par une couche de petits paquets fibreux rapprochés.

Le périderme prend naissance dans la seconde assise corticale. Le liège est formé d'une alternance régulière de cellules carrées à membrane mince et de cellules plates à membrane épaissie et lignifiée ; en un mot, il est stratifié. Le phelloderme, peu développé, formé par exemple de deux assises seulement quand le liège en compte déjà quatorze, épaissit et lignifie ses membranes en dedans et sur les côtés en forme d'U. C'est sous ce phelloderme que l'on rencontre plus tard les poches sécrétrices de la périphérie de l'écorce, dont les cellules de bordure lignifient aussi leurs membranes.

La feuille prend à la stèle de la tige une seule large méristèle en arc, qui demeure dans le pétiole entière et largement ouverte en haut, en forme de fer à cheval. Sur la face externe le liber est recouvert par une couche fibreuse péridesmique ; sur la face interne, le bois est bordé par une couche criblée, elle-même revêtue d'une couche fibreuse circummédullaire. Cette structure se continue dans la nervure médiane du limbe, en s'amincissant progressivement.

Dans la lame, l'épiderme n'a de stomates qu'en bas. L'écorce, faiblement palissadique unisériée en haut, a son

assise palissadique interrompue çà et là par une grande cellule ovoïde contenant une grosse mâcle cristalline ; en bas, contre l'épiderme, elle renferme çà et là une poche sécrétrice oléifère, mais ces poches sont assez espacées et assez rares pour que certaines coupes n'en présentent pas. Les méristèles latérales sont plongées dans l'écorce, avec un arc fibreux péridesmique au-dessous du liber et au-dessus du bois ; les tubes criblés supraligneux y ont disparu.

2. *Fleur, fruit et graine.* — Axillaire d'une feuille, le pédoncule floral, long de 15 à 20 millimètres, porte, à son sommet même et côte à côte, deux fleurs sessiles, d'abord divergentes, puis réfléchies à 45 degrés vers le bas, mesurant 5 centimètres de longueur.

La fleur a son calice, sa corolle et son androcée concrescents entre eux et avec son pistil dans toute la longueur de l'ovaire, qui est donc infère et mesure environ un centimètre de long. Après la séparation du style, les trois verticilles externes demeurent unis en tube sur une longueur d'environ 4 centimètres, puis se séparent tous à la fois : le calice formé de trois sépales larges et courts, la corolle de trois petits pétales alternes, l'androcée d'un grand nombre d'étamines issues de ramification, à filets grêles et à anthères oscillantes. Quant au style libre, il se prolonge jusqu'à la gorge du tube, où il se termine par un stigmate pointu et entier.

La section transversale de la région inférieure de la fleur ainsi constituée intéresse l'ovaire infère et montre que le pistil est composé de deux carpelles fermés et concrescents en un ovaire biloculaire. Dans chaque loge se voient, disposés en plusieurs séries longitudinales sur le renflement du milieu de la cloison qui provient de la concrescence des deux bords carpellaires, un grand nombre d'ovules anatropes, à nucelle persistant recouvert de deux téguments, en un mot perpariétés bitegminés. La paroi externe, formée par la concrescence des quatre verticilles, renferme dans sa zone

extérieure brune, qui appartient au calice, des poches sécrétrices à huile essentielle jaune; sa zone interne, incolore, qui appartient au pistil, est un parenchyme lacuneux à murs unisériés.

D'après la description de Vieillard, le fruit, que je n'ai pas pu étudier, est une baie surmontée par le tube persistant, en forme d'amphore, ne contenant, par suite d'avortement, que deux graines à embryon droit, avec cotyles plan-convexes, sans albumen. Ce botaniste attribue trois loges à l'ovaire, tandis que, dans la fleur étudiée, je n'en ai vu que deux.

3. *Conclusion.* — La structure de la tige et de la feuille, notamment, dans la période primaire de la tige, la présence de poches sécrétrices oléifères à la périphérie de l'écorce et d'une zone criblée à la périphérie de la moelle et aussi, dans la période secondaire, la stratification du liber secondaire et celle du liège, d'une part, l'organisation de la fleur, du fruit et de la graine, d'autre part, s'accordent à démontrer que le genre Gaslondie appartient bien certainement à la famille des Myrtacées, et à la tribu des Myrtées, où il doit prendre rang à côté des genres où les trois verticilles externes demeurent unis, au-dessus du départ du style, en un tube plus ou moins long, en particulier des Jambosiers (*Jambosa*). C'est précisément la place que lui a attribuée son auteur, comme il a été dit plus haut.

Si elle lui a été refusée plus tard, si ce genre a été, sous le nom de *Cupheanthus* Seemann, formellement exclu des Myrtacées d'abord par MM. Costantin et Dufour, en 1885 (1), puis par M. Lignier en 1890 (2), c'est parce que ces botanistes l'ont cru, d'après un examen superficiel, entièrement dépourvu de ces poches sécrétrices oléifères qui sont l'un des caractères généraux des Myrtacées.

(1) Costantin et Dufour, *Contribution à l'étude de la tige des Lécythidées* (Bull. de la Soc. bot., XXXII, p. 118, 1885).

(2) Lignier, *Recherches sur l'anatomie des organes végétatifs des Lécythidacées* Bull. scientifique de la France et de la Belgique, XXI, p. 295, en note, (1890).

Mais c'est là une erreur, comme on l'a vu ; la tige, la feuille, et même la fleur de cette plante sont, en réalité, pourvues de ces poches sécrétrices, comme toutes les autres Myrtacées ; elles y sont seulement un peu plus rares que d'ordinaire.

2. — Sur le genre Psiloxyle.

Découvert à l'île Maurice et nommé par A. du Petit-Thouars, vers 1794, le genre Psiloxyle (*Psiloxylum*) a été décrit et figuré pour la première fois en 1861, sous le nom de *Fropiera*, par M. J. Hooker, qui a nommé l'espèce *F. mauritiana* (1). Plus tard, en 1872, Baillon l'a décrit à nouveau et plus complètement, en lui restituant son nom primitif, et l'espèce est devenue le Ps. de Maurice (*Ps. mauritianum* (Hook. fil. Baillon) (2). Malgré que ses caractères externes soient ainsi bien connus, ce genre n'a pas encore trouvé sa place dans la Classification.

Énuméré parmi les Lythracées de Maurice dans le catalogue de Néraud en 1826 (3), cité avec doute à la suite de cette famille par Endlicher en 1840 (4), il y était encore classé provisoirement par Baillon en 1877 (5). Mais cette affinité, déjà tenue pour douteuse par Tulasne en 1856 (6), a été depuis formellement niée par M. Kœhne (7), qui n'a pas compris ce genre dans sa monographie des Lythracées, en 1891.

D'autre part, M. J. Hooker lui a trouvé des ressemblances avec les Myrtacées, mais avec quelles réserves, on en jugera par ce passage : « But its superior fruit entirely removes it from that order. Upon the whole, I am disposed to regard it as an anomalous ally of Myrtaceæ, but do not place any

(1) J. Hooker, *On Fropiera* (Journ. of the proceedings of the Linnean Society of London, V, p. 1, 1861).
(2) Baillon, *Sur le Psiloxylon* (Adansonia, X, p. 39, 1872).
(3) Freycinet, *Voyage autour du monde*. Botanique, p. 30, 1826.
(4) Endlicher, *Genera*, p. 1205, 1840.
(5) Baillon, *Histoire des plantes*, VI, p. 436, 1877.
(6) Tulasne, *Ann. des Sc. nat.*, 4e série, VI, p. 138, 1856.
(7) Dans une note de sa main dans l'Herbier du Museum.

confidence in this conclusion » (1). Malgré ces réserves, Bentham et Hooker ont plus tard rangé ce genre parmi les genres anormaux des Myrtacées (2), famille dont M. Niedenzu l'a exclu dans sa monographie, en 1893.

C'est à la suite des Flacourtiacées que M. Warburg l'a étudié en 1894, tout en faisant remarquer qu'il ne saurait trouver place dans cette famille. Puis il ajoute : « Si, à cause de l'ovaire supère, on se refuse à le classer parmi les Myrtacées, et si l'on renonce aussi à en faire, ce qui serait préférable, une nouvelle famille, il ne reste guère d'autre parti à prendre que de le ranger dans les Théacées » (3).

M. Harms, en 1897, énumère ce genre, sans autre remarque, parmi les *Incertæ sedis* (4). Enfin, tout récemment, en 1904, MM. T. von Post et O. Kunze font suivre son nom de la mention : Samydacée ou famille nouvelle (5).

Dans cet état de choses, j'ai pensé que l'étude de la structure du corps végétatif de cette remarquable plante, encore presque inconnue jusqu'à présent, permettrait de préciser, mieux qu'il n'a pu être fait jusqu'ici, la nature de ses affinités.

C'est, comme on sait, un petit arbre glabre, dont les rameaux ont leur surface d'abord roussâtre, plus tard blanche, et dont les feuilles, isolées suivant 2/5, sont simples, sans stipules, pétiolées, à limbe ovale entier, penninerve à nervures latérales saillantes sur les deux faces, réunies à une petite distance du bord par une nervure marginale.

1. *Structure de la tige et de la feuille.* — Sous l'épiderme glabre et faiblement cutinisé, l'écorce de la jeune tige renferme dans sa zone externe des poches sécrétrices schizogènes, remplies d'une huile essentielle jaunâtre ; l'endoderme n'y est pas nettement différencié.

(1) *Loc. cit.*, p. 2.
(2) Bentham et Hooker, *Genera*, I, p. 725, 1867.
(3) Warburg, dans Engler et Prantl, *Nat. Pflanzenfam.*, III, 6 *a*, p. 55, 1894.
(4) Harms, *Nat. Pflanzenfam.*, Nachträge zu II-IV, p. 338, 1897.
(5) T. von Post et O. Kunze, *Lexicon gen. Phan.*, p. 466, 1904.

La limite entre l'écorce et la stèle n'est que faiblement marquée par de petits groupes de larges cellules, qui épaississent et lignifient faiblement leur membrane et qui appartiennent à l'assise externe du péricycle. Le liber, primaire et secondaire, est tout entier mou. Le liber secondaire a ses compartiments formés d'une alternance régulière d'arcs criblés et d'arcs cristalligènes, à màcles sphériques ; il en résulte une stratification très nette, qui s'accuse de plus en plus par les progrès de l'âge, en même temps qu'il s'y forme çà et là quelques cellules scléreuses isolées. Le bois, primaire et secondaire, est normal avec rayons unisériés. La moelle renferme dans sa région centrale quelques larges cellules scléreuses, mais pas de poches sécrétrices. Sa périphérie est occupée par une couche de tissu spécial, formé de tubes criblés et de cellules de parenchyme, parmi lesquelles il y a des cellules cristalligènes à màcles sphériques. Cette couche criblée circummédullaire n'est interrompue qu'en une ou deux places, correspondant aux pointes ligneuses des faisceaux qui vont se rendre aux feuilles supérieures.

Le périderme se forme dans le péricycle, aux dépens de l'assise située au-dessous des groupes de cellules à membrane faiblement épaissie et lignifiée dont il a été question plus haut, groupes qui sont exfoliés en même temps que l'écorce tout entière avec ses poches sécrétrices. C'est précisément cette prompte exfoliation de l'écorce, avec le changement de couleur qu'elle amène dans la surface de la branche, qui explique le nom vulgaire de « bois sans écorce » ou « bois maigre », dont le nom générique n'est que la traduction (1).

Le liège se compose d'une alternance régulière d'assises à cellules plates, à membrane mince et cellulosique et d'assises à cellules carrées à membrane un peu épaissie et lignifiée. Il n'y a pas de phelloderme, du moins dans les premiers temps.

(1) De ψιλος, nu, et ξυλον, bois.

La feuille ne prend à la stèle qu'une seule large méristèle en arc. En son milieu, cet arc est dépourvu de tissu criblé en dedans de son bois, comme il a été dit plus haut ; mais il en possède sur les côtés. Dans le pétiole, la méristèle, qui est dépourvue d'arc fibreux péridesmique, se reploie en gouttière et les deux bords de l'arc se séparent de la partie médiane, tournant désormais leur liber en haut, leur bois en bas ; ce dernier a au-dessus de lui un massif criblé circummédullaire, qui manque au-dessus du bois de la partie médiane. L'écorce du pétiole renferme, comme celle de la tige, des poches sécrétrices oléifères dans sa zone externe.

Dans le limbe, l'épiderme n'a de stomates qu'en bas. L'écorce, palissadique unisériée en haut, renferme des poches sécrétrices oléifères. Les méristèles latérales, pourvues en bas d'un mince arc fibreux péridesmique, qui manque en haut, n'ont pas de tubes criblés au-dessus du bois et contiennent beaucoup de cristaux en mâcles sphériques dans le liber.

En résumé, par la présence de poches sécrétrices oléifères dans l'écorce de la tige et de la feuille, par l'existence dans la tige d'une zone criblée circummédullaire, interrompue en face de la partie moyenne de l'arc libéroligneux qui va sortir dans la feuille, par le grand développement et la stratification cristalline du liber secondaire de la tige, par l'origine péricyclique du périderme avec exfoliation de l'écorce, par la structure du liège, enfin par l'unique méristèle que la feuille prend à la tige et par la disposition qu'elle affecte dans le pétiole, le corps végétatif du Psiloxyle ressemble de tout point à celui des Myrtacées. Sous ce rapport, l'affinité de ce genre avec les Myrtacées est donc beaucoup plus étroite que ne l'ont soupçonné d'abord M. J. Hooker, puis les botanistes qui ont suivi. C'est au point que, si l'on ne consultait que cet ordre de caractères, on serait conduit à l'incorporer purement et simplement à cette famille. Voyons donc si véritablement l'organisation

de la fleur, du fruit et de la graine s'opposent à cette incorporation.

2. *Organisation de la fleur, du fruit et de la graine.* — Les fleurs sont disposées en courtes grappes simples ombelliformes à l'aisselle des feuilles tombées. Elles sont unisexuées par avortement, avec diœcie.

La fleur mâle a cinq sépales, cinq pétales alternes et dix étamines à anthère oscillante en deux verticilles alternes. Ces quatre verticilles sont concrescents à la base en une petite coupe au fond de laquelle est le pistil avorté.

La fleur femelle a aussi cinq sépales, cinq pétales alternes et dix rudiments d'étamines, unis en une petite coupe au centre de laquelle se dresse librement le pistil. Celui-ci est formé de trois carpelles fermés et concrescents en un ovaire triloculaire, surmonté d'un style court terminé par trois larges stigmates étalés. La paroi externe de l'ovaire renferme dans sa couche externe de grandes poches sécrétrices oléifères et dans sa zone interne de larges cellules scléreuses rapprochées par petits groupes. Vers le milieu de la hauteur, les deux bords carpellaires réfléchis en dehors portent chacun de nombreux ovules anatropes, à nucelle persistant et à deux téguments, en un mot, perpariétés bitegminés.

Le fruit, que je n'ai pas pu étudier, est, d'après la description de Baillon, une baie, entourée à la base par le calice persistant et renfermant de nombreuses graines à embryon charnu, sans albumen.

Par l'unisexualité des fleurs avec diœcie, par la diplostémonie de la fleur mâle et par l'indépendance du pistil dans la fleur femelle, le Psiloxyle s'éloigne, il est vrai, de toutes les autres Myrtacées. Mais ce sont là des différences que l'on observe aussi çà et là, isolées ou réunies, dans certains genres d'autres familles, sans qu'on croie pour cela devoir les en exclure. C'est ainsi, par exemple, que malgré leur ovaire infère les Airelles (*Vaccinium*) et les Samoles (*Samolus*) demeurent classés respectivement dans les Érica-

cées et les Primulacées, où l'ovaire est supère. D'ailleurs, dans la famille même des Myrtacées, on n'est pas sans connaître quelques exemples d'androcée diplostémone (Darwinie, Chamélauce, etc.), et quelques autres d'ovaire presque supère (diverses Bæckées, Hypocalymnes, etc.).

3. *Conclusion.* — Le genre Psiloxyle doit donc être définitivement classé dans la famille des Myrtacées et, puisque son fruit est une baie, dans la tribu des Myrtées. La structure, tant primaire que secondaire, du corps végétatif commande ce classement. La conformation du fruit et de la graine l'autorise pleinement. Et si l'organisation florale, par les trois caractères aberrants qu'elle présente, conduit à donner à ce genre une place à part dans la tribu des Myrtées, elle n'est pas de nature à contrebalancer la somme des ressemblances fournies par les autres caractères et à l'exclure de la famille, comme il a été admis jusqu'à présent par tous les auteurs.

# TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME.



# TABLE DES PLANCHES ET DES FIGURES

DANS LE TEXTE, CONTENUES DANS CE VOLUME.

# TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS.



1402-95. — CORBEIL. Imprimerie ÉD. CRÉTÉ

# TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER



# TABLE DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER



5974-99 — CORBEIL. Imprimerie ED. CRÉTÉ.

# ANNALES

DES

# SCIENCES NATURELLES

*HUITIÈME SÉRIE*

---

# BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ.

# ANNALES

DES

# SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

---

# BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

---

TOME XX

PARIS
MASSON ET C^ie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

—

1904

# ANNALES

DES

# SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

# BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XX. — Nos 1 à 4.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1904

Paris, 30 fr. — Départements et Etranger, 32 fr.
Ce cahier a été publié en novembre 1904.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

*Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles*

HUITIÈME SÉRIE

## BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XIX sont complets.

## ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XVIII sont complets.

*Prix de l'abonnement à 2 volumes :*

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

## ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .......... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

### Prix des collections.

| | | |
|---|---|---|
| Première série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol. | | (*Rare*) |
| Deuxième série (1834-1843). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| Troisième série (1844-1853). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| Quatrième série (1854-1863). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| Cinquième série (1864-1874). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| Sixième série (1875 à 1884). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| Septième série (1885 à 1894). | Chaque partie 20 vol. | 300 fr. |
| Géologie, 22 volumes. | . . . . . . . . . . . . . . | 330 fr. |

# RECHERCHES

SUR

# LA DISPOSITION DES FAISCEAUX

DANS LA TIGE ET LES FEUILLES

# DE QUELQUES DICOTYLÉDONES

**Par A. COL.**

---

## INTRODUCTION

Malgré le grand nombre de recherches se rapportant à la situation des faisceaux libéroligneux des Phanérogames, les travaux d'anatomie comparée ont souvent fait négliger les études générales, et on oublie que l'observation des coupes transversales isolées ne peut donner qu'une idée incomplète de l'anatomie d'un végétal.

Seule, en effet, la reconstitution du végétal dans l'espace à l'aide de séries de coupes transversales fournit les notions précises et complètes indispensables pour une étude définitive d'anatomie comparée.

Le présent travail avait pour objet primitif l'étude des faisceaux anormalement placés dans les organes aériens des **Campanulacées**; c'est pour cela que j'exposerai d'abord mes recherches sur cette famille.

Malgré de nombreux travaux sur la disposition anormale

du système libéroligneux des Dicotylédones, les botanistes sont loin d'être d'accord sur l'interprétation que l'on doit en donner. Si on a étudié, avec une précision *relative*, le développement sur place des faisceaux anormalement placés, on ignore leur rôle et encore plus les causes de leur apparition.

Les faisceaux étant les conduits de la sève, il importe, pour juger de leur rôle, et de la manière dont il s'accomplit, de connaître les dispositions de cette canalisation dans le végétal.

Or, si d'une part nous savons en quelle région on les rencontre sur une coupe transversale de tige ou de feuille, d'autre part nous ignorons leur trajet, ou, du moins, nos connaissances sur ce sujet sont très incomplètes et souvent discutées.

Le point de départ de mes recherches fut la découverte dans la tige du *Campanula rapunculoides* d'une anomalie de structure intéressante et inédite. Cette observation fournit une explication rationnelle des anomalies déjà connues des **Campanulacées**, elle donne aussi une nouvelle preuve en faveur des idées soutenues par Weiss sur les rapports entre les faisceaux anormaux et les traces foliaires.

Les faits rapportés à la suite sont des investigations poussées en tous sens pour en généraliser les conséquences, ou pour expliquer complètement ces anomalies.

J'ai été entraîné peu à peu :

1° A l'étude du parcours des faisceaux antérieurs (supérieurs) de la feuille (limbe ou pétiole) ;

2° A l'étude du parcours des faisceaux médullaires dans la tige et dans la feuille ;

3° A l'étude des variations anatomiques que les faisceaux normalement et anormalement placés montrent dans leur parcours ;

4° Enfin, à la discussion de quelques principes fondamentaux de l'anatomie du système libéroligneux.

Mes idées primitives se sont totalement modifiées au cours

de ces recherches. Beaucoup de faits que j'ai constatés n'étaient pas inédits, mais ils étaient tellement opposés aux idées ayant cours que je les ignorais et j'ai été surpris de les constater. La lecture de quelques faits s'y rapportant n'avait provoqué en mon esprit qu'une dédaigneuse incrédulité.

Pour les *faisceaux médullaires* en particulier, j'ai dû admettre la plupart des faits déjà montrés par Weiss, Lignier, Kruch. J'apporte toutefois un certain nombre d'observations, les unes inédites, les autres de contrôle, qui peuvent les confirmer et les généraliser en partie. En outre, je grouperai les résultats principaux de ces études d'une façon méthodique qui, je l'espère, simplifiera l'étude générale des anomalies de structure de la tige et de la feuille.

Pour ce qui concerne les *faisceaux en général*, j'ai été conduit à envisager l'ancienne théorie de Du Petit-Thouars et de Gaudichaud, qui, après un règne presque incontesté, tomba, entraînant avec elle, dans l'oubli, des notions exactes.

Nous verrons dans la suite que De Mirbel, le premier contradicteur de Gaudichaud, soutenait une erreur au moins aussi grande que celle du botaniste qui a attaché son nom à la théorie phytonienne.

Lorsque Trécul eut montré à chacun son erreur, la théorie du phyton fut néanmoins la plus atteinte, et il y eut contre elle une réaction si vive, qu'on adopta presque les idées fausses de De Mirbel, au moins dans la façon de s'exprimer. On parla de faisceaux caulinaires se ramifiant pour donner des faisceaux aux appendices, et les quelques botanistes qui s'obstinèrent à voir dans les faisceaux caulinaires l'union des faisceaux appendiculaires furent considérés comme les partisans d'une idée surannée.

Cependant la rénovation de quelques idées rattachées à la théorie phytonienne a abouti à celle de la *dépendance foliaire des formations libéroligneuses de la tige* et d'une partie de celles de la racine.

Je n'ai pas fait comme M. Dangeard, qui semble avoir

considéré la théorie du phyton comme juste *a priori* avant toute recherche.

Seulement, les conclusions du présent mémoire, tout en ne tenant compte que des faits bien établis, confirment l'exactitude de la *dépendance foliaire des formations libéroligneuses primaires de la tige*, telle que M. Lignier l'a définie le premier.

Mais il faut s'entendre sur la définition de ce mot dépendance dont le sens est peu précis. Dans la plus grande partie de mon travail, qui est consacrée à l'étude du parcours des faisceaux, je donne au mot dépendance le sens de *relation directe* et de *destination*. Cette étude préliminaire était nécessaire avant d'aborder l'étude de la genèse de ces formations.

Enfin, en considérant le développement, j'arriverai à des conclusions conformes aux travaux d'Hanstein, de Guillard, de M. Lignier, de M. Grelot, qui ont montré qu'il était plus exact de considérer les faisceaux de haut en bas, de la feuille à la tige, que de les faire dériver de la ramification des faisceaux caulinaires.

Les botanistes qui ont étudié le développement sont arrivés à donner, de la dépendance foliaire de la tige, la définition suivante : toutes les formations libéroligneuses primaires de la tige sont formées par celles descendant des feuilles.

Quant à dire que la tige est uniquement formée par des feuilles soudées, c'est une opinion qu'aucun fait n'est venu appuyer; les récents travaux de M. Flot ne sont qu'une confirmation de faits connus.

Si j'étends aux formations secondaires libéroligneuses la dépendance foliaire, c'est dans le sens de destination foliaire, sans que cela implique une idée sur la marche de la différenciation.

Avant d'exposer mes recherches, je suis heureux d'adresser mes remercîments à M. le professeur Guignard. Pendant les années passées près de lui à l'École de pharmacie de

Paris, et depuis, cet excellent maître n'a cessé de faciliter mes travaux par ses encouragements et son appui. C'est pour moi un agréable devoir de lui dédier ce travail comme un bien faible hommage de ma reconnaissance.

Je remercie également M. Perrot, professeur et M. Guérin, agrégé à l'École de pharmacie de Paris, qui, à divers titres, ont droit à ma reconnaissance; M. Demilly, le distingué jardinier en chef, qui avec une complaisance empressée, m'a toujours fourni échantillons et renseignements.

Enfin je n'oublierai pas que je dois de nombreux renseignements bibliographiques à l'amabilité de M. Dorveaux, le savant bibliothécaire de l'École, et à l'érudition polyglotte de M. Girardeau, préparateur de botanique à la même école.

## MÉTHODE D'EXPOSITION. — PLAN.

Je commencerai par exposer les faits concernant la famille des **Campanulacées**. Envisageant ensuite la question des faisceaux médullaires dans son ensemble, je décrirai les différents parcours de ces faisceaux, en allant du simple au complexe.

Pour cela, nous verrons les faisceaux ayant un court trajet anormal en haut du pétiole, puis ceux dont le trajet est anormal sur toute la longueur du pétiole. Ensuite viendra l'étude des faisceaux anormalement placés dans le limbe et le pétiole à la fois.

Enfin, nous aborderons l'étude de ceux de la tige.

Il n'y avait aucune méthode d'exposition qui s'imposât plus qu'une autre. Celle que j'ai adoptée est mixte. Ne pouvant pas me baser exclusivement sur le mode de parcours des faisceaux, car il aurait fallu souvent faire figurer la même plante dans divers chapitres, j'ai groupé par famille autant que possible.

A la fin seulement, j'ai mis un résumé des différents parcours observés, j'ai indiqué ensuite la superposition pos-

sible de plusieurs types de parcours chez la même plante.
Ainsi nous aurons :

— Méthodes de travail. — Notions générales et définitions adoptées.

PREMIÈRE PARTIE. — **Anomalies du système libéroligneux des Campanulacées.**

CHAPITRE PREMIER. — Historique.

§ 1. Faisceaux anormalement placés.

§ 2. Anomalie des **Campanulacées**.

CHAPITRE II. — **Campanulacées normales** et **Campanulacées** dont les feuilles seules sont anormales, la stèle caulinaire étant normale.

CHAPITRE III. — **Campanulacées** dont la tige offre des anomalies.

CHAPITRE IV. — Résultats relatifs aux **Campanulacées**.

DEUXIÈME PARTIE. — **Généralisation partielle des résultats précédents aux anomalies libéroligneuses des Dicotylédones.**

CHAPITRE PREMIER. — Faisceaux anormalement placés dans les feuilles des plantes à tige normale.

§ 1. Historique succinct.

§ 2. Faisceaux anormalement placés dans le limbe seul (*Galeobdolon*), ou dans le pétiole seul : **Malvacées**, *Paulownia*, *Catalpa*, *Bignonia*, *Légumineuses*, *Cobæa*, *Philadelphus*, *Mahonia*.

§ 3. Faisceaux anormalement placés dans le limbe et dans le pétiole à la fois : *Syringa*, **Verbénacées**, **Rubiacées**, **Sapotées**, **Sterculiées**, **Urticées**, chez lesquelles ils sont surtout libériens. *Erodium*, *Hedera helix*, **Caprifoliacées**, **Composées-Tubuliflores**, *Valeriana*.

Enfin, *Tilia sylvestris*, **Sapindacées**, *Ailanthus*, *Platanus*, *Juglans*, *Corylus*, *Quercus*, *Fagus*, *Populus*, où ils sont presque tous libéroligneux.

§ 4. Conclusions pour les feuilles à faisceaux anormalement placés.

CHAPITRE II. — Faisceaux anormalement placés dans la tige.

§ 1. Tige ayant seule des faisceaux médullaires : *Tecoma*, *Acanthus*, *Daphne*, *Croton pungens*, *Phytolacca*, *Piper*.

§ 2. Tiges et feuilles ayant des faisceaux médullaires.

Surtout libéroligneux : *Croton Eluteria*, *Begonia*, **Ombellifères**, **Araliées**, **Composées**.

Presque exclusivement libériens : **Œnothéracées**, *Convolvulus*, **Gentianées**, *Vinca*, *Periploca*, *Nicotiana*, **Myrtacées**.

CHAPITRE III. — Système libéroligneux des fleurs.

TROISIÈME PARTIE. — **Diminution basipète du volume de chaque faisceau. Considérations et recherches sur la dépendance foliaire du système libéroligneux de la tige, normale ou anormale, et sur l'ancienne théorie phytonienne.**

Chapitre premier. — Recherches sur la disposition des faisceaux dans la tige.

Chapitre II. — Théorie du phyton et dépendance foliaire de la tige.

§ 1. Abstraction faite du développement.

§ 2. Au point de vue sens du développement.

*a.* Faits connus.

*b.* Recherches personnelles.

QUATRIÈME PARTIE. — **Conclusions générales. — Récapitulation des principaux modes de parcours des faisceaux anormalement placés sur une partie au moins de leur trajet.**

Je m'occupe surtout des faisceaux périmédullaires et médullaires, qu'ils soient libériens ou libéroligneux. Si ces faisceaux sont les suites de faisceaux normaux, il doit en être de même de la plupart des faisceaux *inclus dans le bois*, des faisceaux *péricycliques* et des faisceaux *corticaux*; en un mot, de presque tous les faisceaux anormalement placés.

## MÉTHODES DE TRAVAIL ADOPTÉES.

Pour les tiges dont les faisceaux médullaires sont volumineux, l'examen des coupes, faites à l'aide d'un microtome à main et rangées en séries complètes sur des lames, est suffisant. Pour éviter toute méprise dans l'orientation des coupes on établit des points de repère, à l'aide de deux incisions longitudinales, non diamétralement opposées, et d'inégale profondeur. Chaque section transverse porte ainsi deux incisions radiales.

Une seule incision suffit si on la dirige obliquement et non radialement; alors sur chaque coupe transversale, l'incision fait un angle aigu d'un côté et obtus de l'autre, et il suffit de placer les coupes en mettant toujours le même angle à la droite ou à la gauche de l'observateur.

On colore les tissus lignifiés des coupes, sur la lame même, à l'aide du vert d'iode ou de la fuchsine en solutions appropriées.

Pour les feuilles, on évite de se tromper de côté en laissant

un lambeau de limbe plus large sur un côté de la nervure suivie.

Pour bien différencier le liber des parenchymes, il est souvent nécessaire de traiter les coupes par l'eau de Javel et la potasse, alors on place les coupes en ordre dans un verre de montre contenant ces réactifs. On peut, après lavage, monter les coupes dans un liquide colorant formé d'*Hématoxyline* de DELAFIELD étendue de glycérine, à laquelle on ajoute au moment de s'en servir une petite quantité d'une solution très aqueuse de *vert d'Iode*. Les coupes restent ainsi dans l'ordre où on les a faites, et on a une double coloration qui persiste pendant très longtemps (plusieurs mois au moins).

On peut aussi monter les coupes dans le *Rouge Congo potassique* (formule Léger). Dans les deux cas, il faut avoir soin de remplacer par de la glycérine le liquide qui s'évapore et ne luter les préparations qu'après un certain temps.

## DISPOSITIONS GÉNÉRALES DU SYSTÈME LIBÉROLIGNEUX FOLIAIRE.

Dans le pétiole ou les nervures, les faisceaux peuvent être isolés ou réunis en un arc par leurs faces latérales. Il existe en outre de nombreuses dispositions intermédiaires avec faisceaux plus ou moins distincts sur un certain trajet.

1° *Faisceaux libéroligneux isolés.* — Ils sont placés soit sur un arc, soit sur un cercle dont la partie supérieure est ordinairement formée par les faisceaux les plus petits et les plus latéraux de l'arc qui s'est détaché de la tige.

Le cercle est parfois régulier, mais il peut être déprimé de haut en bas, l'arc supérieur peut s'enfoncer dans l'arc des faisceaux inférieurs. Quelques faisceaux peuvent ainsi s'isoler dans le cercle formé par les autres.

Lorsque les faisceaux sont ainsi isolés, s'ils deviennent médullaires, c'est généralement en totalité avec leur bois et leur liber.

2° *Arc libéroligneux continu.* — On peut le considérer

comme des faisceaux réunis en arc. Cet ensemble peut comme un arc de faisceaux isolés, être disposé soit en cercle, soit en arc dont les extrémités se replient en dedans. L'arc supérieur du cercle aura moins de vaisseaux que l'inférieur et ne sera parfois formé que de liber. Ce liber peut s'isoler plus ou moins nettement en petits fascicules parfois enfoncés dans la concavité de l'arc libéroligneux restant. Ces fascicules et faisceaux paraissent plus ou moins nettement médullaires, suivant l'angle d'ouverture de l'arc qui les entoure.

C'est dans le cas d'un seul arc libéroligneux, que se forment le plus souvent les faisceaux médullaires uniquement libériens.

Les faisceaux isolés peuvent se comporter comme l'arc libéroligneux total. En effet, dans de nombreux pétioles et dans les pédoncules floraux, le liber de chaque faisceau tend à entourer le bois et à former ainsi des faisceaux concentriques à liber extérieur.

Une des dispositions précédentes est très rarement constante à tous les niveaux d'un pétiole ou d'une nervure médiane. Le plus souvent, on en trouve plusieurs dans la même feuille, et il y a entre elles une foule de transitions.

## TERMINOLOGIE.

*Explication des termes adoptés dans ce travail, et de leur synonymie.*

1° **Régions de la feuille.** — J'adopte les définitions de M. Lignier.

Dans une feuille, on définit les faces : **antérieure et postérieure, ventrale et dorsale** ; le **côté droit** et le **côté gauche** ; le **haut** et le **bas** du limbe ou du pétiole, par rapport à un observateur supposé placé dans la nervure médiane, regardant la tige, ses pieds étant à l'insertion et la feuille étant ramenée contre l'axe comme dans le bourgeon.

Ces définitions s'étendent à la trace foliaire dans la tige.

et à chaque faisceau foliaire ; et même à tout faisceau destiné à un appendice caulinaire, même si la partie extérieure à la tige avorte complètement.

**Face antérieure = face supérieure = face ventrale.**

**Face postérieure = face inférieure = face dorsale.**

Il faut remarquer que MM. Bertrand et Cornaille, dans leurs récents travaux sur les Fougères (1), définissent la droite et la gauche d'une feuille, ou de sa trace, par rapport à un observateur placé dans l'axe de la tige. Les côtés droit et gauche sont donc pour eux l'inverse de ceux de M. Lignier et ils ne coïncident pas avec leur définition des faces postérieure et antérieure.

**Nervures.** — Sont dites nervures de **premier ordre** : la nervure médiane et les nervures principales digitées des feuilles palminerves ; de **second ordre** ou **secondaires**, celles qui se détachent de la nervure médiane et des nervures de premier ordre ; de **troisième ordre**, celles qui se détachent presque perpendiculairement de celles de second ordre.

**Disposition normale des faisceaux libéroligneux d'une feuille.** — On est forcé de trancher par une définition un peu arbitraire la limite litigieuse entre *structure normale* et *structure anormale* des nervures ou du pétiole vus en coupe transversale. Et on ne doit pas prendre dans le sens strict les mots normal et anormal.

Dans de nombreux cas, il est très difficile de dire si l'on a des faisceaux antérieurs analogues aux faisceaux médullaires de la tige et qui seraient péridesmiques supérieurs. Il en est ainsi, lorsqu'une bande transverse antérieure, avec vaisseaux peu abondants, surmonte un arc libéroligneux postérieur.

On sait que les fascicules criblés péridesmiques supérieurs des feuilles de **Solanées** continuent directement le liber périmédullaire de la tige ; le liber interne des feuilles de Solanées est donc analogue au liber médullaire. Si, au lieu d'être appliqué contre les trachées de l'arc libéroligneux infé-

(1) C.-E. Bertrand et Cornaille, *Les régions d'une trace foliaire de Filicinées* (C. R. Acad. des Sc. Paris, 30 décembre 1901).

rieur, ce liber interne est éloigné des vaisseaux par un épais parenchyme, comme dans les **Campanulacées**, sera-t-il toujours du liber médullaire ou péridesmique supérieur ? Enfin, l'adjonction de quelques vaisseaux à ce liber lui enlèvera-t-elle la qualité de faisceaux péridesmiques analogues aux médullaires de la tige ? Non, et cependant, si ces vaisseaux étaient assez nombreux l'ensemble du système vasculaire serait un cercle, déprimé peut-être à la face supérieure, mais délimitant une moelle sans faisceaux.

Les faisceaux supérieurs (ou antérieurs), *qu'ils soient libériens ou libéroligneux*, sont donc analogues aux faisceaux médullaires de la tige, ce sont des faisceaux péridesmiques supérieurs.

*Comparant la feuille à un secteur de tige, j'appelle normale la disposition du système libéroligneux sur un arc postérieur continu ou divisé en faisceaux.*

En d'autres termes : à leur départ de la tige, si sa structure est normale, les faisceaux d'une feuille sont toujours sur un arc ouvert, je considère cette disposition comme normale. Si cet arc, au lieu de s'ouvrir de plus en plus en s'éloignant de la tige, se recourbe sur lui-même, les faisceaux placés au-dessus de l'arc inférieur (postérieur) seront donc dans un trajet plus ou moins anormal. Ce parcours sera tout à fait anormal pour les faisceaux qui s'isolent dans un cercle formé par les autres.

**Faisceaux péridesmiques et faisceaux médullaires.** — M. VAN TIEGHEM définit le *péridesme* d'une feuille : l'ensemble des tissus, autres que les *faisceaux ordinaires*, compris dans le cercle endodermique ; c'est-à-dire qu'il comprend le péricycle et le tissu général correspondant à la moelle de la tige.

Cela ne correspond pas à une région nettement délimitée vis-à-vis des faisceaux ; car à quel âge de la feuille les faisceaux ordinaires sont formés ? Et à quel âge le péricycle est-il défini ? On sait que dans l'arc foliaire, le faisceau médian se forme d'abord, puis les latéraux ; alors, les faisceaux les plus latéraux, qui se forment les derniers, pourraient aussi être appelés péridesmiques.

Lorsque les faisceaux d'une nervure forment un cercle, M. van Tieghem réserve le nom de péridesme pour les tissus enfermés dans ce cercle.

Pour moi, le péridesme doit prendre un sens plus étendu. Les faisceaux libériens supérieurs étant péridesmiques, et considérant les nombreuses transitions qu'il y a entre les faisceaux supérieurs libériens et les faisceaux supérieurs libéroligneux, *j'étends le qualificatif de péridesmique à tous les faisceaux de l'arc supérieur : qu'ils soient libériens ou libéroligneux.*

On sait que le péridesme supérieur correspond à la moelle, il lui fait suite, et ses faisceaux se poursuivent souvent dans ce tissu de la tige.

Dans une publication antérieure [**83**], j'avais qualifié de *médullaires* tous les faisceaux placés au-dessus d'un arc inférieur libéroligneux normal, mais cela donnait une certaine indécision à l'exposé des idées générales sur cette question. Aussi, mais uniquement pour la clarté des descriptions, je distinguerai ces faisceaux en **faisceaux supérieurs ou antérieurs**, et en **faisceaux médullaires** proprement dits, ces derniers étant placés dans un cercle de faisceaux ou très nettement dans la concavité d'un arc inférieur (postérieur).

*Qu'ils soient libériens ou libéroligneux, tous ces faisceaux sont des faisceaux ou des fascicules anormalement placés*, **péridesmiques supérieurs**, *analogues aux faisceaux médullaires de la tige. Je les appelle* **péridesmiques antérieurs**.

Donc, les *fascicules* (*ou faisceaux*) *supérieurs ou antérieurs* seront les faisceaux placés au-dessus d'un arc libéroligneux inférieur normal largement ouvert. Ces faisceaux peuvent être criblés ou cribro-vasculaires, c'est-à-dire libériens ou libéroligneux.

Lorsque ces faisceaux seront uniquement libériens, ils seront appelés **liber antérieur** ou **supérieur** = abréviation des termes plus exacts de fascicules criblés placés à la face antérieure ou supérieure de l'arc libéroligneux normal

d'une nervure foliaire. *Synonymie=liber interne=fascicules criblés péridesmiques supérieurs=faisceaux médullaires*, mais je n'emploie plus cette dernière expression, uniquement pour ne pas créer de confusion.

**Liber interne**. — J'emploie volontiers ce terme, qui est très court et commode et ne prête à aucune confusion, si on le définit faisceau libérien placé à la face interne du bois dans la tige ou dans la feuille. Toutefois l'emploi des termes de *liber périmédullaire* et de *liber médullaire* est d'une plus grande précision, et lui est préférable.

**Méristèle** (VAN TIEGHEM). — Ensemble de tissus qui dans la feuille est entouré d'un endoderme, différencié ou non, se raccordant avec celui qui entoure la stèle de la tige.

### DANS LA TIGE.

**Trouée foliaire**. — Traduction du mot anglais *foliargap*, désignant les trous qui existent dans le cylindre libéro-ligneux de la tige, au-dessus de chaque insertion foliaire.

**Sympodes**=*faisceaux réparateurs*=*faisceaux anastomotiques*=*faisceaux caulinaires*. — Faisceaux formés par la réunion de plusieurs qui y sont accolés ou confondus. L'emploi du terme *caulinaire* fausse les idées, en créant une distinction trop grande entre eux et les faisceaux foliaires, puisque les faisceaux sympodiques ou sympodes sont entièrement formés par les extrémités inférieures des faisceaux foliaires.

**Traces foliaires**. — Tout faisceau de la tige qui, sans s'accoler de nouveau à un autre, se rend dans une feuille est unanimement considéré comme une trace foliaire ou faisceau foliaire.

On leur oppose souvent les *faisceaux caulinaires* ou sympodes formés par l'accolement latéral de faisceaux foliaires. Les faisceaux caulinaires, ainsi que les faisceaux médullaires qui s'en détachent, sont considérés comme propres à la tige. Certains auteurs, au contraire, conservent le qualicatif de

foliaire aux sympodes et, pour eux, les faisceaux médullaires et corticaux qui s'en détachent sont ainsi des *traces foliaires* et non des *faisceaux propres à la tige*. Faute de s'entendre sur ces définitions, les opinions de divers auteurs paraissent contradictoires entre elles, alors que les faits observés sont identiques ou à peu près.

Pour moi, un faisceau conserve sa qualité de faisceau foliaire tant que l'on peut le distinguer dans le sympode.

**Faisceaux surnuméraires.** — Le mot de surnuméraire employé comme qualificatif des faisceaux libériens et libéroligneux (criblé et cribro-vasculaire) a été employé en deux sens différents.

M. O. Lignier nomme surnuméraires des faisceaux de petite taille qui se détachent des gros faisceaux ou faisceaux principaux, et restent intercalés entre eux ou se placent à leur face interne ou à leur face externe.

M. van Tieghem, au contraire, oppose nettement les qualificatifs de *normaux* et de *surnuméraires*. Pour cet auteur, tout faisceau placé hors de la région libéroligneuse normale est surnuméraire, à moins qu'il ne soit la suite d'un faisceau normal ou d'une trace foliaire. C'est dans ce sens que j'emploie le mot de surnuméraire, mais nous verrons qu'il ne peut s'appliquer qu'à un très petit nombre de faisceaux et de cas particuliers.

Il est logique de ne conserver le qualificatif de surnuméraire qu'à des faisceaux qui, sur tout leur parcours, ne font partie en aucun point du système normal de la tige ou des nervures foliaires. Or, on verra dans la suite de ce travail, que les faisceaux, médullaires, corticaux ou péricycliques, ont presque toujours une partie de leur trajet en situation normale. Il doit en être de même, pour les faisceaux intraligneux (intervasculaires).

L'emploi de ce mot de surnuméraire, en dehors des cas d'un parcours entièrement anormal, est commode pour la description des coupes transversales, mais il aboutit à fausser

l'idée que l'on peut se faire sur la disposition des faisceaux dans le végétal entier.

**Mériphyte**. — Nom créé par M. Lignier [70], pour remplacer la longue expression de système libéroligneux foliaire. Il comprend tout le système fasciculaire d'une feuille dans la tige et dans la feuille, même si la partie foliaire n'existe pas. Je signale ce mot, dont je ne me suis pas servi, parce que les opinions de M. Lignier sont en quelque sorte la *théorie des mériphytes*.

**Faisceaux principaux** et **faisceaux intercalés**. — Sur une section transversale de la tige ou de la feuille, j'appelle faisceaux principaux les faisceaux les plus volumineux, ce sont les premiers formés. Les faisceaux plus petits, formés plus tard, et placés entre les premiers seront les *faisceaux intercalés*, ces derniers sont les faisceaux surnuméraires de M. Lignier.

**Faisceaux concentriques**. — Il y en a de deux sortes qu'il faut toujours distinguer.

1° Ceux dont le bois et le liber sont placés sur deux cercles concentriques : on pourrait les appeler **faisceaux doublement concentriques**;

2° Ceux dont le tissu entouré n'est pas en disposition concentrique, soit que le liber forme un cercle entourant un arc ou une masse ligneuse, soit que le liber forme un îlot entouré totalement de bois.

Beaucoup de descriptions manquent de précision, parce que les auteurs appellent concentrique tout faisceau où un élément entoure l'autre, quelle que soit la disposition de ce dernier.

**Emploi des mots bois et liber**. — Dès 1891, M. van Tieghem proposait de réserver les termes *liber* et *bois* pour désigner exclusivement les **régions** libérienne et ligneuse (criblée et vasculaire) de la zone libéroligneuse normale, et d'employer, pour désigner les **tissus**, les termes de *fascicules criblés* ou *tissu criblé*, *fascicules vasculaires* ou *tissu vasculaire*, *fascicule ou tissu cribro-vasculaire*.

Les botanistes qui ont suivi ce conseil sont rares. On a tellement l'habitude de se servir des mots bois et liber pour désigner à la fois les tissus et les régions, qu'il est impossible d'imposer aux botanistes l'usage dans un sens restreint de ces mots si courts, qui rendent les descriptions rapides.

Il vaut mieux leur garder le sens étendu qu'on leur avait donné, et si l'on trouve trop long le terme de *cercle libéroligneux normal*, il faut alors créer un ou plusieurs mots nouveaux pour désigner les régions libérienne et ligneuse normales. Les Allemands appellent cet ensemble « *ring* », et on suivrait en cela l'exemple de M. VAN TIEGHEM, qui désigne sous le nom de *pachyte*, les formations secondaires du cercle libéroligneux normal (pachyte secondaire, car cet auteur distingue aussi les pachytes tertiaires).

On pourrait désigner le cercle libéroligneux normal sous le nom de **cycle**, le choix de ce mot aurait l'avantage de la similitude avec **péricycle** qui deviendrait ainsi la région autour du cycle. Comme le pachyte, le cycle serait *continu* ou *discontinu*. Il comprendrait : l'**exocycle** (région libérienne normale) et l'**endocycle** (région ligneuse normale) (1).

Le pachyte à son tour, au lieu de comprendre le liber secondaire (région) et le bois secondaire, comprendrait l'**exopachyte** et l'**endopachyte**.

Tout en conservant une distinction précise entre les régions et les tissus, distinction dont M. VAN TIEGHEM a eu le mérite de montrer l'importance, cette nomenclature aurait l'avantage de *ne pas donner aux mêmes mots*, suivant les auteurs, *deux sens différents*.

Il vaut mieux créer des noms nouveaux, que de renouveler pour le bois et le liber, la faute regrettable qui a été commise en donnant au mot *écorce* un sens tout différent de celui qu'il avait déjà, et qu'un usage vulgaire lui attribuera toujours.

Laissant au mot écorce son sens vulgaire, usité aussi dans

(1) M. VUILLEMIN [32] avait du reste proposé d'appeler *autocycle* tous les tissus qu'entoure le péricycle.

le commerce et dans les sciences pharmacologiques, on pourrait appeler **derme** les tissus compris entre l'épiderme et le péricycle. M. Vuillemin appelait déjà ces différents tissus *exoderme*, *autoderme* et *endoderme* (1). Les trois régions fondamentales des membres de la plante seraient ainsi l'*épiderme*, le *derme* et la *stèle*.

Je n'emploierai pas ces expressions ; çà et là, je les mettrai entre parenthèses à la suite des longs termes qu'elles peuvent remplacer, pour montrer l'avantage qu'aurait leur emploi.

Tout en gardant aux mots : bois et liber, la valeur de tissus, j'emploierai aussi les termes précis de *tissu criblé* et de *tissu vasculaire*.

### REMARQUE IMPORTANTE POUR L'INTERPRÉTATION DES DESCRIPTIONS CONTENUES DANS CE TRAVAIL.

Dans l'exposé qui va suivre, sauf indication contraire précise, je ne parlerai que de l'*état existant* dans l'échantillon étudié. En d'autres termes, je décris le trajet et les aspects successifs des faisceaux *dans l'espace* et non la succession des stades de développement *dans le temps*.

Pour les citations d'auteurs, comme pour les observations personnelles, il ne faudra pas prendre dans leur sens strict certains adverbes de temps et les mots exprimant une action. Autant que possible, j'ai évité leur emploi.

Je décris les faisceaux dans leur état présent, comme on parcourt ou décrit une route, en allant dans un sens ou dans l'autre vers un des aboutissants, sans s'occuper du côté par lequel on a commencé sa construction (2).

Le sens du processus du développement fera l'objet d'une étude spéciale, et il est indispensable auparavant de con-

(1) M. van Tieghem, dans ses récents travaux, a adopté le mot *exoderme* de M. Vuillemin.

(2) On ne saurait trop répéter que le jour où tous les botanistes voudront faire cette distinction dans leurs travaux, un grand progrès sera accompli, et les travaux sur le développement des tissus seront précis.

naître exactement la topographie des tissus libéroligneux dans la plante.

Je ne veux rien présumer sur la marche de la formation des faisceaux dans la feuille, et si je les décris parfois de haut en bas c'est pour la commodité des descriptions.

On sait déjà, pour la tige, que (1) « Dans la plupart des **Dicotylédones,** la marche longitudinale de la différenciation interne des faisceaux est basipète, c'est-à-dire qu'elle commence au nœud, et de là descend progressivement jusqu'au point d'insertion sur un faisceau plus âgé ».

Quelquefois cependant, la formation est à la fois basipète et basifuge, mais elle part toujours de chaque nœud dans les deux sens et elle est basipète sur une plus grande longueur.

Il est donc admis que, dans la région située au-dessous d'un nœud, la différenciation a toujours lieu de haut en bas. Aussi je décris presque toujours dans ce sens le trajet des faisceaux.

(1) Van Tieghem, *Traité de Botanique*, 1891, p. 777.

# PREMIÈRE PARTIE

## ANOMALIES DU SYSTÈME LIBÉROLIGNEUX DES CAMPANULACÉES

## CHAPITRE PREMIER

### HISTORIQUE

#### § I. — **Faisceaux anormalement placés.**

Les auteurs qui ont étudié les faisceaux libériens ou libéroligneux que l'on rencontre dans la moelle d'un grand nombre de **Dicotylédones** sont loin d'avoir été d'accord en leurs conclusions, et même ils n'ont point envisagé le sujet au même point de vue.

Les uns, et c'est le plus grand nombre, ont recherché, sur des coupes transversales de tiges plus ou moins jeunes, si les faisceaux médullaires avaient une origine médullaire ou s'ils dérivaient du même méristème que les faisceaux normaux : (Sanio [**12**], Petersen [**27**], Hérail [**37**]).

Dans le même but, M. L. Flot [**66**] étudie les sommets végétatifs, à l'aide de coupes longitudinales. M. Lamounette en 1890 [**53**] recherche l'origine du liber interne par des séries de coupes transversales dans les plantules, les sommets végétatifs et les jeunes feuilles.

Les autres se sont préoccupés de suivre la course des faisceaux anormalement placés, et de montrer les relations qui peuvent exister entre ces faisceaux, ceux du cercle normal

de la tige et les faisceaux foliaires. Ce sont Weiss en 1883 [**28**], M. Lignier en 1887 [**42**], et M. Kruch en 1890 [**67**].

Toutes les discussions sur l'origine méristématique ou médullaire de ces faisceaux semblent avoir épuisé la question à ce point de vue. Il est certain que les faisceaux libériens internes se forment plus ou moins profondément en face du bois primaire, il n'y a pas de règles générales sur ce point. La limite entre les faisceaux et la moelle étant très rarement précise, il est parfois très difficile d'établir dans laquelle des deux régions naissent les faisceaux périmédullaires.

La dénomination de zone périmédullaire, donnée par M. Flot à cette limite indécise, n'a pas résolu la question.

Nous aurons plus d'une fois l'occasion de remarquer que la plupart des botanistes tombent dans l'erreur en voulant assigner à un caractère anatomique des règles identiques chez toutes les familles végétales.

Il en est de même ici pour le lieu de différenciation du liber interne ou des faisceaux internes. Du reste, *un caractère adaptionnel ne saurait avoir chez tous les végétaux une fixité dans sa forme, sa précocité, son lieu d'origine*. Or, la présence de tissu criblé ou de tissu cribro-vasculaire, à la face interne des faisceaux normaux, est *un caractère adaptionnel*, ainsi que M. Lamounette l'a conclu de son travail et que cela ressort des vues d'ensemble de M. Perrot [**75**].

A mon avis, les faisceaux médullaires sont parfois d'origine nettement médullaire (**Campanulacées**) et d'autres fois la question est des plus litigieuses.

Les considérations de MM. Weiss, Lignier et Kruch sont d'un tout autre ordre et sont bien plus importantes, en ce qui concerne la fonction de ces faisceaux à situation anormale et les causes probables de leur apparition.

En 1883, Weiss, dans un travail étendu, a montré pour de nombreuses familles qu'il y a relation directe entre ces faisceaux médullaires et les faisceaux normaux de la tige et des feuilles. Ces rapports existent surtout aux nœuds. La différenciation, comme la situation des formations médul-

laires, est toujours corrélative avec la situation des feuilles et des rameaux.

M. Lignier [42], pour les **Myrtacées** et les **Mélastomacées**, et M. Kruch [67], pour les **Composées-Liguliflores**, ont montré l'exactitude des conclusions de Weiss.

Toutefois, ce dernier auteur, après avoir fait avec détail et précision l'étude des faisceaux médullaires des *Tecoma*, des **Acanthacées**, des **Mélastomacées**, de quelques *Campanula* et de quelques **Liguliflores**, a fait une généralisation peut-être hâtive, qui mérite confirmation pour les autres familles.

Ainsi, Hovelacque et M. Hérail ne se rangent pas à l'avis de Weiss, et ils soutiennent qu'il s'est trompé. Weiss est très bref en ce qui concerne les feuilles possédant du liber sur les deux faces du bois.

Le liber antérieur (ou supérieur), d'après Weiss, rejoindrait le *liber normal* à un certain niveau, toutes les fois que le système fibro-vasculaire de la nervure est en arc de cercle. Mais il ne donne pas de détails et cite simplement en exemple : *Eucalyptus*, *Nerium*, *Hoya*.

Je reviendrai spécialement sur l'étude des feuilles après avoir terminé celle des **Campanulacées**.

De plus, le caractère adaptionnel des formations médullaires doit se faire sentir sur leurs relations avec les faisceaux normaux, comme sur la précocité de ces formations et comme sur leur indépendance vis-à-vis du méristème primitif normal. On doit donc trouver des dispositions variées, reliées entre elles par de nombreuses dispositions intermédiaires.

Weiss a le mérite d'avoir, en 1883, montré que toutes les formations médullaires forment, depuis les faisceaux des **Pipéracées**, jusqu'aux faisceaux libéroligneux inclus dans le bois, une série ininterrompue de transitions, et qu'il y a également une suite de transitions depuis les faisceaux issus du méristème primitif, jusqu'aux formations nouvelles apparaissant dans un tissu parfaitement développé.

Enfin, il faut rappeler le fait, déjà bien connu, que si *la présence de faisceaux médullaires* est un caractère constant dans certaines familles, dans d'autres, un certain nombre de genres ou d'espèces seulement possèdent de tels faisceaux. En voici sans doute la cause : dans certaines familles, l'existence de ces faisceaux est un caractère définitivement acquis, fixe et caractéristique ; tandis que dans les autres, c'est un caractère en voie d'évolution, qui n'a même pas de valeur spécifique.

C'est dans ces dernières familles, où le caractère est en voie d'acquisition ou de régression, que l'on pourra le mieux étudier les influences qui favorisent son développement, et saisir les causes de son apparition. Mais nous n'avons aucune notion exacte de ces causes. Dans les autres familles, par suite d'atavisme ou d'hérédité, ce caractère fixe et général a parfois accéléré sa formation au point de masquer son origine véritable, les stades de la différenciation dans l'individu étant précoces et rapides.

C'est à cause de cette rapidité de formation que les faisceaux des **Cucurbitacées** ont passé longtemps pour bicollatéraux.

## § II. — Anomalies des Campanulacées.

*Résumé historique.* — Pour Hanstein (1), il n'y avait pas de liber médullaire chez les **Campanulacées**. Cependant, comme le liber des **Campanula** renferme seul des laticifères, Lestiboudois (2) ayant vu du latex sortir de la moelle, concluait à la présence du liber dans cette région. Mais cet auteur signalait ce fait même pour les *Campanula Medium* et *C. rapunculoides* que les autres auteurs regarderont unanimement comme normales.

En 1865, Sanio [**12**] mentionne le liber médullaire de la

(1) Hanstein, *Die Milchsaftgefässe und die verwandten Organe der Rinde*. Berlin, 1864.

(2) Lestiboudois, *C. R. Acad. des Sc.*, Paris, 1863, t. LVI, p. 427.

tige des *C. latifolia* et *C. pyramidalis*. En 1866, TRÉCUL [13] en étudiant les laticifères ajoute aux *Campanula* anormales les *C. Cervicaria*, *C. glomerata*, *C. lamiifolia*. DE BARY cite encore le *C. laurifolia* [19].

WESTERMAIER [25] publie un court résumé d'une étude étendue où il cite une multitude d'espèces et montre la grande variabilité des formations médullaires jusque dans le même individu suivant les régions de la tige.

Il signale l'anomalie chez *Campanula bononiensis*, *calcitrapa*, *Trachelium interrupta*, *macrantha*, *ruthenica*, *rhomboidea*, *multiflora*, *crispa*, *petræa*, *pendula*.

En 1882, PETERSEN [27] ajoute aux anomales : *Phyteuma limonifolium* et les *Campanula rosifolia* et *divergens*.

En 1882 également, WEISS étudie les relations des faisceaux médullaires avec les traces foliaires dans les *Campanula latifolia*, *lamiifolia* et *pyramidalis*. Il conclut que ces faisceaux sont des traces foliaires, au même titre que les faisceaux médullaires des **Pipéracées**, et qu'il en est de même, d'après l'examen des descriptions de PETERSEN et de WESTERMAIER, chez les *Campanula sarmatica*, *glomerata* et *bononiensis*. M. HÉRAIL [37], en 1885, ne s'occupe que de l'origine médullaire de ces faisceaux.

L'anomalie du C. *Cervicaria*, vue par DE BARY et TRÉCUL, lui échappe.

En 1890, M. LAMOUNETTE [54] ne s'occupe guère de cette famille, l'origine médullaire des faisceaux internes y étant évidente.

La même année ZAHNATZ et SELIGMANN [52] signalent l'anomalie dans le rhizome rampant de *Symphyandra pendula*.

On voit que WEISS seul a envisagé la disposition des faisceaux dans l'espace ; cette étude seule peut donner des idées exactes sur la nature des faisceaux médullaires. Ses conclusions sont d'une netteté démonstrative. Aussi KRUCH [56], dans un travail plus étendu sur les **Liguliflores**, n'a pu que confirmer ses conclusions en démontrant que dans cette

sous-famille les *faisceaux médullaires sont* TOUJOURS *en relation avec le liber normal, aux nœuds*, et qu'ils sont : soit des traces foliaires, soit des traces de rameaux situés au-dessus du point examiné.

M. LIGNIER a fait de même pour les **Mélastomacées** ; son étude des **Myrtacées** est moins complète. Ses conclusions ne sont absolues que pour les faisceaux libéroligneux de la moelle des **Mélastomacées**. Pour le liber appliqué à la face interne du bois, il ne conclut qu'à une probabilité. En effet, il dit [**42**, p. 349] : « le liber interne de la couronne libéroligneuse de la tige semble avoir la même origine que les faisceaux libéroligneux médullaires ». Il n'a pas suivi entièrement le parcours de ces faisceaux.

### TRAVAUX DE WEISS.

Cet auteur n'a étudié que la tige et la base des pétioles chez les *Campanula latifolia, lamiifolia* et *pyramidalis*. Il n'a pas suivi les faisceaux médullaires dans le limbe des feuilles des **Campanulacées** ; il est vrai qu'une remarque générale de la suite de son travail s'y applique probablement. Ces faisceaux seraient ainsi la suite des faisceaux normaux.

Dès 1865, TRÉCUL [**13** *bis*, p. 249] avait observé que « les éléments fibro-vasculaires des productions médullaires des *Campanula pyramidalis* et *lamiifolia* sont mis en rapport avec l'étui fibro-vasculaire normal à travers les espaces ménagés dans le corps ligneux pour l'insertion des feuilles ».

A part cela, WEISS le premier montra la *relation constante* qui existe entre les faisceaux médullaires des **Campanulacées** et ceux du cercle normal, il insista sur l'importance de l'étude des nœuds. Ses descriptions sont très exactes.

Il n'y a rien à ajouter, sauf les figures, à sa description de la course des faisceaux dans un nœud de *Campanula latifolia*, et telle qu'elle est décrite par l'auteur, c'est-à-dire sans détail, elle sert de type à la disposition que l'on ren-

contre au nœud chez toutes les **Campanulacées** *à liber interne.*

Ces recherches se résument en disant : les faisceaux médullaires des **Campanulacées** sont toujours des faisceaux provenant des feuilles et qui passent dans la moelle, soit directement, soit après un trajet plus ou moins long dans la région du liber normal.

Le pétiole d'une feuille présente quelques groupes libériens isolés, situés dans sa moelle ou entre les extrémités de l'arc libéroligneux normal, ces faisceaux se poursuivent dans la moelle de la tige, à l'insertion même de la feuille : soit directement, soit après s'être recourbés sur un petit espace dans le liber normal (région). Les extrémités latérales de l'arc libéroligneux normal de la feuille peuvent aussi s'isoler dans la moelle de la tige, mais à un niveau plus inférieur que les faisceaux médullaires isolés du pétiole.

Enfin, la nervure médiane du pétiole rentre dans le cercle normal de la tige, mais, arrivée au nœud placé verticalement au-dessous, elle donne deux faisceaux qui se recourbent dans la moelle. C'est la partie médiane qui fournit ces deux faisceaux, les parties latérales forment des sympodes en place normale.

La qualité de *traces foliaires* lui paraît tellement évidente pour les faisceaux médullaires des **Campanulacées**, qu'il n'y insiste pas, dit-il, avec trop de détails, ayant déjà longuement décrit la structure des *Tecoma* et *Acanthus*, qui ressemblent aux **Campanulacées** sous ce rapport.

Weiss dit, en outre, que ces faisceaux ont un développement basipète.

Les conclusions générales de Weiss n'ont pas été admises par tous les botanistes, souvent on les a même totalement oubliées. Elles datent, cependant, de 1883, et les rares anatomistes qui ont fait une étude analogue des faisceaux ont dû se ranger à son avis. Sauf toutefois Hovelacque pour le *Tecoma radicans* (*Campsis*) ; nous verrons la valeur de son argumentation (p. 157).

Les recherches que je vais exposer seront une preuve de l'exactitude des observations de Weiss, toutefois nous verrons que les traces des rameaux contribuent aussi à la formation des faisceaux médullaires.

Cette démonstration, que les *faisceaux médullaires* sont les traces de feuilles ou de rameaux situés au-dessus du point observé, a son importance.

M. van Tieghem dit, en effet [**61**, p. 122] : « Toutes les fois que la tige possède du liber médullaire, ce liber est entraîné dans le péridesme supérieur de la feuille. » Si cela est vrai pour un grand nombre de **Gamopétales**, ce n'est pas un fait général, nous verrons assez souvent ce liber médullaire se continuer dans l'arc libérien normal de la feuille, ou dans le liber de la tige.

M. Hérail s'étonnait que l'on puisse voir dans les faisceaux de la tige un prolongement des faisceaux foliaires, l'inverse lui paraissait plus naturel.

## CHAPITRE II

*Recherches personnelles.* — Elles comprennent un travail de contrôle, portant sur les trois espèces de *Campanula* que Weiss a étudiées en détail, et aussi l'étude d'autres plantes de cette famille. Je résumerai ces études sans reproduire ici ni les nombreuses descriptions prises avec détails, ni les dessins les accompagnant. Les principales différences que l'on peut rencontrer seront seules indiquées.

Pour affirmer mes conclusions en toute certitude, j'ai étudié pour beaucoup d'espèces un grand nombre d'échantillons. Dans chacun, j'ai exploré toute la tige en faisant des séries de coupes pour suivre le trajet des faisceaux. Un

(1) Hérail, *Ann. Sc. nat.*, 1885, p. 267. — Il faut remarquer que beaucoup des conclusions de ce travail sont de simples déductions, mal fondées. Comme le fait observer M. Lignier, pour *certaines familles*, M. Hérail n'a fait qu'observer des coupes transversales au milieu des entre-nœuds, ce qui est insuffisant pour avoir une idée même de la course des faisceaux.

certain nombre de schémas sont les reproductions exactes des dispositions rencontrées dans un échantillon étudié, la longueur de tous les entre-nœuds et de tous les faisceaux médullaires étant mesurée au moins à un millimètre près. Les coupes transversales, dont les tissus sont schématisés, ont été presque toujours dessinées à la chambre claire.

Les auteurs qui ont donné des descriptions anatomiques de **Campanulacées** d'après quelques coupes transversales, pratiquées dans un entre-nœud, se sont mépris sur la portée générale de leurs descriptions.

Dans une tige, dans un entre-nœud même, le nombre, la disposition et la structure même des faisceaux médullaires sont différents suivant les niveaux examinés. On trouve parfois toutes les transitions entre une assez grande complexité du système médullaire et son absence complète.

A ce point de vue, il y a souvent des différences entre les individus d'une même espèce; toutefois, pour chaque espèce, il y a, dans la complexité et la simplicité du système médullaire, des limites, qui généralement ne sont pas dépassées.

Westermaier et Weiss ont déjà insisté sur cette variabilité d'un entre-nœud à l'autre dans la même plante, et dans un entre-nœud, suivant la hauteur du point examiné.

C'est à ces variations qu'il faut attribuer la plupart des contradictions entre les observateurs : soit sur la présence des faisceaux médullaires, soit sur l'adjonction de tissus ligneux et vasculaires aux faisceaux libériens médullaires.

M. Hérail cite la tige du *Campanula Cervicaria* comme normale, contrairement aux dires exacts de Trécul. — Lestiboudois dit avoir vu du liber et des laticifères dans la moelle des *C. Medium* et *rapunculoides*, espèces qui, d'après Trécul, Westermaier, Hérail, ont une tige normale.

Chez les **Campanulacées** que j'ai étudiées, le liber interne peut :

1° N'exister dans aucune partie de la plante ; ex. : *Campanula lactiflora*, etc. ;

2° N'exister que dans les feuilles ; ex. : *C. Rapunculus*, *Medium*, etc., *Phyteuma*, etc., et son importance y est très variable ;

3° Exister aussi dans les feuilles, mais former en plus, dans la tige, des faisceaux plus ou moins longs, situés sur le prolongement des faisceaux foliaires.

Parfois, ces faisceaux médullaires de la tige ne dépassent jamais la longueur de l'entre-nœud placé au-dessous du nœud où ils sont en continuation directe : soit avec les faisceaux des feuilles, soit avec les faisceaux normaux de la tige. Ex. : *Campanula rapunculoides*.

D'autres fois, ils parcourent un grand nombre d'entre-nœuds et vont rejoindre, vers le bas, ceux qui ont passé dans la moelle à l'insertion d'une feuille située à un niveau plus inférieur. Ex. *C. Trachelium*, *latifolia*, *glomerata*.

## § I. — Campanulacées dont les feuilles et les tiges ne possèdent pas de liber en place anormale.

**Campanula lactiflora** *Bieb.* — Plante *vivace* du Caucase, à *feuilles larges*, sessiles, décurrentes, n'offrant aucune trace soit de liber interne dans la tige, soit de liber supérieur ou antérieur dans la feuille.

**Lobelia erinus** *L.* — Plante presque gazonnante, n'offrant dans ses *petites feuilles étroites* aucun fascicule libérien à la face antérieure du bois. Le liber de l'arc libéroligneux de la nervure médiane n'a même aucune tendance à envelopper l'arc ligneux.

**Wahlembergia pendula** *Schrad.* — Plante à *grandes feuilles* sessiles décurrentes mais n'ayant pas trace de fascicules antérieurs, même dans les feuilles les plus développées. Tige normale, sans aucune tendance à la formation de faisceaux médullaires.

Le **Campanula Rainerii** n'a pas trace de liber interne, même à l'insertion des feuilles ou des rameaux robustes sur la tige. De même le *Phyteuma Scheuchzerii All.*

**Campanula strygosa** *Vahl*. — Ici on trouve, mais quelquefois seulement, et près de l'insertion des feuilles (sessiles sur la tige, de petits fascicules libériens, à la face antérieure des faisceaux normaux.

Plusieurs nervures importantes parcourent la feuille en long et ne se joignent qu'à la base. C'est à cette jonction, que l'on peut parfois observer quelques fascicules libériens antérieurs, très étroits, qui, après un parcours de 1 à 2 millimètres dans cette situation anormale, rejoignent le liber normal de la tige.

Les nervures qui partent plus haut de la nervure médiane s'en détachent très obliquement. En suivant cette jonction, par une série basipète de coupes transversales, on croirait, en voyant la saillie que le liber de la nervure médiane forme latéralement au-dessus du bois, que cette partie saillante va se trouver dans la moelle ou à la face antérieure (supérieure), lorsque les deux nervures seront réunies. Mais les faisceaux se rapprochent insensiblement et ce liber reprend place à la face postérieure du bois et y reste.

Au point où ils s'insèrent sur la nervure médiane, les faisceaux formant les nervures latérales ont parfois une orientation un peu oblique par rapport au plan de symétrie de la feuille. Cette disposition explique que dans la nervure médiane, au-dessous de la réunion, un peu de liber sera placé sur la face antérieure de l'une des cornes de l'arc libéroligneux normal.

Il y a donc, dans les feuilles de cette espèce, des tendances manifestes à la formation de liber antérieur ou médullaire. Il n'est cependant jamais plus développé, que ce soit dans des feuilles longues de 3, 4 ou 6 centimètres.

**Tupa ignescens** *Payer*. — Chez cette plante, il y a des faisceaux presque médullaires dans la feuille. En effet, le système libéroligneux de la nervure médiane offre la forme d'un demi-cercle, avec des extrémités *libéroligneuses* repliées en dedans contre les bords du demi-cercle.

Dans la tige, il n'y a pas de liber médullaire; mais des

laticifères qui partent du liber, pénètrent entre les vaisseaux du bois et jusque dans la moelle en traversant le bois.

Cela était déjà connu, mais on observe surtout ces laticifères intervasculaires à droite et à gauche de la trace foliaire, aux points où elle s'unit au cercle (cycle) de la tige, et de chaque côté de la trace du rameau.

Ce sont là précisément, dans les Campanulacées à tiges anormales, les points de pénétration du liber dans la moelle; mais dans le *Tupa*, le liber n'accompagne pas les laticifères dans leur trajet intervasculaire.

### § II. — Campanulacées à stèle caulinaire normale, mais dont les feuilles ont des faisceaux placés anormalement.

Dans toutes ces espèces, je me suis assuré que la tige, même aux nœuds, n'offre aucune tendance à la formation du liber interne.

Pour moi, la première apparition du liber médullaire consiste dans un trajet anormal du liber, et non dans la division de quelques cellules placées contre les vaisseaux du bois.

Petersen (**27**, p. 389) dit que dans la tige, chez *Campanula persicæfolia* L., le liber interne est réduit à un rudiment, qui consiste dans la division de quelques cellules placées à la face interne des trachées, mais sans apparition de tubes criblés. Les *Campanula attica Boiss.* et *carpathica Jacq.* ainsi que le *Specularia hybrida A. DC.* auraient quelque chose de semblable. Le peu d'exactitude de cette opinion, reproduite par quelques auteurs modernes (1), apparaîtra nettement après mon étude sur le *Campanula rapunculoides* (p. 40).

**Campanula Medium** *L.* — La tige de cette plante a toujours été citée comme normale, sauf par Lestiboudois, qui dit avoir vu des laticifères et du liber dans la moelle. Je n'ai

(1) Schönland, dans Engler et Prantl, *Pflanz. familien*, IV Teil.

jamais trouvé de faisceaux médullaires dans la moelle des tiges, même les plus robustes.

*Dans la feuille.* — Le pétiole, près de son insertion à la tige, montre un arc libéroligneux largement ouvert, dont les

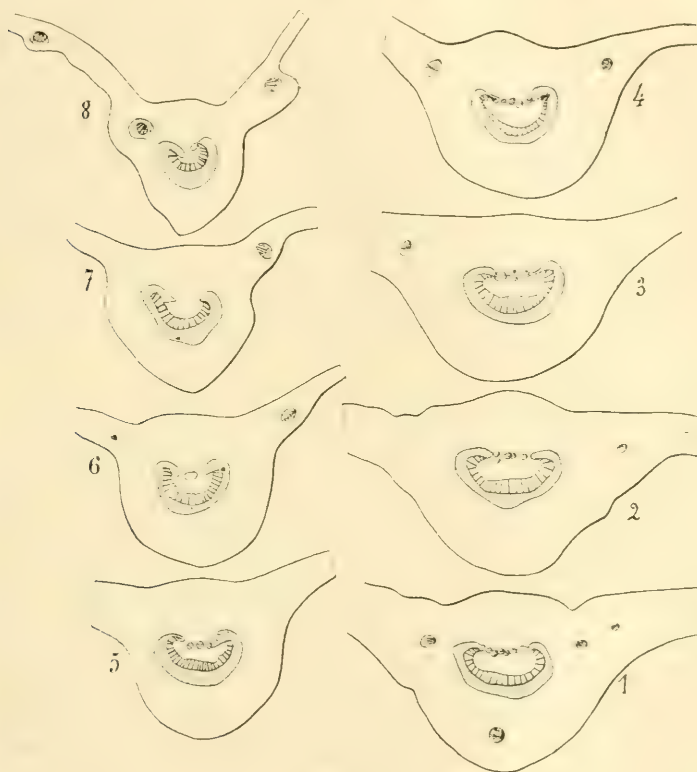



Fig. 1

*Campanula Medium* L. Coupes transversales du pétiole et de la nervure médiane à divers niveaux dans une feuille. De 1 à 8 en montant : 8 est placée au milieu du limbe.

deux extrémités se relient en avant par un nombre variable de fascicules criblés formant une ligne antérieure. Cette disposition, tout en rappelant celle des faisceaux à liber interne des **Solanées**, en diffère cependant par le grand nombre de cellules de parenchyme séparant le bois des fascicules criblés antérieurs.

Si on examine (fig. 1) la série des coupes faites en

remontant dans le pétiole et dans la nervure médiane du limbe, on voit d'abord l'ouverture de l'arc libéroligneux se rétrécir, les fascicules libériens antérieurs se rapprochent un peu du bois. Près du limbe, l'arc normal s'étale de nouveau. Ses bords constituent le système libéroligneux des nervures qui en partent déjà. Les faisceaux libériens antérieurs se rapprochent ainsi peu à peu des bords de l'arc normal, s'y accolent successivement, au fur et à mesure que les plus latéraux forment les nervures secondaires. Ils peuvent alors se comporter de deux façons : les uns prennent part directement à la formation des nervures de deuxième ordre, les autres prennent place normale aux extrémités de l'arc libérien normal et se continueront, à un niveau plus élevé, dans une des nervures secondaires dont la structure est normale.

*Les plus grosses* nervures latérales offrent à leur base un arc ligneux entouré totalement de liber ; plus haut, le cercle libérien se coupe à la face antérieure ; on a ainsi un arc libéroligneux dont les deux cornes libériennes font fortement saillie. Les premières nervures qui se détachent de ces nervures secondaires sont constituées par les deux extrémités libéroligneuses de cet arc. L'orientation de ces dernières nervures est normale, ainsi que le restant de la nervure de deuxième ordre.

Par un processus analogue, la nervure médiane arrive à posséder une structure normale, dans la partie extrême du limbe.

En suivant le trajet de haut en bas, on décrirait le parcours des faisceaux en termes peut-être plus clairs. Les faisceaux libéroligneux sont en place normale dans toutes les petites nervures, une partie de ces faisceaux peut brusquement acquérir une place anormale au point de jonction de deux nervures ; ou bien, se plaçant dans l'arc normal, elle le débordera latéralement et deviendra antérieure au point de jonction d'une autre nervure (Voy. fig. XL, schémas VI et VII).

Les faisceaux libériens anormalement placés dans le pétiole ont donc, à un niveau plus élevé, une situation normale. A la base du pétiole, ils *se placent* dans le cercle libérien normal de la tige, mais ce nouveau changement de situation a lieu très près de la tige et la figure I, n° 1, ne le montre pas.

Dans cette description, je dis que les faisceaux se placent dans le liber normal et non se raccordent à ce tissu. L'expression a son importance, car si ces fascicules libériens s'abouchaient latéralement à d'autres faisceaux libériens, on devrait les considérer comme un *système spécial* qui, à ses deux extrémités longitudinales, se raccorderait au liber normal. Mais ce sont ces mêmes fascicules médullaires qui se poursuivent dans le liber normal de la tige, et occupent une place normale dans les petites nervures foliaires.

*Résumé.* — Le *Campanula Medium* a donc du liber antérieur ou médullaire dans le pétiole et dans une partie du limbe. Ces fascicules ne sont que des fascicules normaux, qui se placent sur un certain trajet à la face antérieure de l'arc libéroligneux normal ou dans la concavité de cet arc.

Nous verrons qu'il existe une disposition toujours semblable, même lorsque les fascicules libériens antérieurs sont accompagnés de vaisseaux ligneux, ou lorsqu'ils sont enfermés dans un cercle libéroligneux complet.

J'ai commencé par décrire le *C. Medium*, qui montre un assez grand développement du liber interne dans la feuille, afin que cela serve de type. Il y a une infinité d'intermédiaires entre la disposition précédente et l'absence totale de liber anormalement placé. Mais toujours la marche des faisceaux est identique. Ce sont toujours des faisceaux normaux dont les trajets partiellement anormaux constituent les faisceaux médullaires et les faisceaux antérieurs.

Ainsi le **Platycodon grandiflorum** *DC.* — Les feuilles possèdent un court pétiole, où la méristèle est plus large que dans le limbe.

Lorsque les nervures latérales, les deux plus inférieures

se joignent à la médiane, près de la base du limbe, quelques îlots de liber passent à la face antérieure aux deux points de jonction. Mais le pétiole s'élargissant au-dessous, ils reprennent assez rapidement une place normale. Dans les feuilles plus grandes, ces faisceaux ont un trajet anormal plus long.

On remarque facilement, que si à la jonction d'une nervure à la médiane, c'est la partie la plus latérale du liber normal de cette dernière qui constitue le fascicule criblé antérieur, ce fascicule rejoindra plus bas le liber normal, non à sa place primitive, mais à l'extrémité de l'arc total du pétiole. De sorte, que si le faisceau devenu antérieur était à droite du faisceau latéral, lorsqu'il le rejoint il se place à sa gauche.

Dans le **Campanula rotundifolia** *L.*, le pétiole d'une feuille radicale montre deux petits îlots libériens antérieurs ; à la base du limbe, il n'y a plus qu'un arc libéroligneux dont le liber contourne à peine les extrémités ligneuses. Par analogie, on peut presque conclure que les deux faisceaux antérieurs forment en haut du pétiole les extrémités de l'arc libérien.

Dans une autre feuille radicale, il n'y a qu'un petit fascicule médullaire (dans un arc) dont j'ai suivi le trajet. Il rejoint sa place normale : en bas, à la base du pétiole, et en haut, avant le limbe même.

**Campanula alata** *Desf.* — On sait que la tige est normale. Dans la feuille sessile et largement décurrente, on trouve, à la base, un arc libéroligneux peu courbé ; en remontant, les deux extrémités libres du liber de cet arc normal se recourbent à la face supérieure du bois et se rejoignent complètement à 2 centimètres environ de la tige. Ces faisceaux libériens, devenus antérieurs, se comportent plus haut comme ceux de *C. Medium*, c'est-à-dire qu'ils feront partie du liber normal des petites nervures.

Parfois, il y a quelques vaisseaux accompagnant la bande antérieure de liber, et ils sont placés en deux groupes symétriques.

**Campanula rapunculus** *L.* — La tige est normale, mais les feuilles en certains points offrent du liber sur les deux faces du bois.

Ainsi la nervure médiane d'une grande feuille caulinaire pourvue d'un pétiole ailé montre un cercle de liber complet, alors que le bois ne forme qu'un arc inférieur, en fer à cheval, dont les extrémités sont un peu recourbées en dedans. Il en est de même pour les grosses nervures partant de la médiane. Mais, à mesure que les nervures s'élèvent dans le limbe, le liber reprend en totalité une place normale, en se rendant dans de petites nervures à disposit ons normales.

Les feuilles caulinaires plus élevées sont sessiles, néanmoins on trouve à leur base une situation du liber analogue à la précédente : les deux extrémités de l'arc libérien sont recourbées sur la face antérieure du bois, mais laissent entre elles un espace libre, médian par rapport à la symétrie de la feuille.

Les nervures qui partent de la médiane perdent rapidement la disposition concentrique de leur liber.

**Campanula garganica** *Ten.* — La présence du liber antérieur dans la feuille ou dans le pétiole n'est pas en rapport avec l'ampleur du limbe, ou avec la taille de la plante. Ainsi : nous avons vu précédemment que les feuilles, chez des espèces où elles sont très grandes, étaient normales ; au contraire, nous trouvons des faisceaux antérieurs dans les feuilles du *C. garganica*, plante couchée gazonnante, à très petites feuilles longuement pétiolées. Elles offrent la même disposition que celles du *C. Medium*, on suit facilement le trajet des faisceaux (fig. II).

A la base, on voit un simple arc libéroligneux très ouvert qui forme trace foliaire dans la tige. Dès la base du pétiole, les fascicules criblés constituant les extrémités de l'arc libérien, s'isolent à la face antérieure ; ils sont de plus en plus nombreux en montant et forment une bande continue placée comme un diamètre au-dessus d'un demi-cercle libéroligneux.

A la base même du limbe, ces faisceaux forment deux groupes libériens

latéro-antérieurs, les faisceaux qui partent de la nervure médiane sont normaux. La figure II, n° 1, montre suffisamment le départ d'une nervure latérale pour expliquer ce fait.

**Campanula carpatica** *Jacq.* — Le liber antérieur est accompagné en quelques points de vaisseaux ligneux. Cette disposition est intermédiaire entre celles trouvées précédemment et celle des feuilles où le système vasculaire forme un

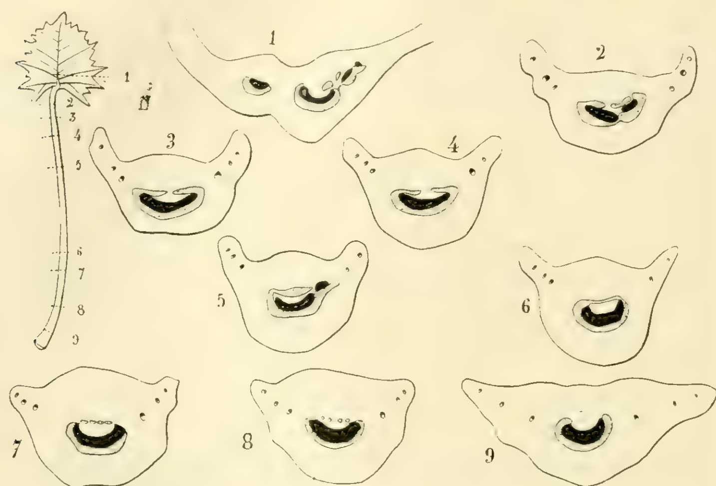



Fig. II
Feuille de *Campanula garganica* Ten. Coupes transversales aux niveaux indiqués sur la feuille figurée. G. = 45.

cercle complet libéroligneux. La même structure se trouve dans les feuilles du *C. pyramidalis*.

A la base du long pétiole d'une feuille radicale, le bois ne forme qu'un arc à extrémités repliées, entouré d'un cercle de liber aplati à la face antérieure.

En s'approchant du limbe, on voit les deux extrémités de l'arc ligneux s'isoler de l'arc et venir se placer près de la ligne médiane, tout en restant à la face interne du liber antérieur. Dans le limbe, la nervure médiane a du liber sur les deux faces du bois, le liber antérieur forme un arc à concavité antérieure.

Les feuilles placées plus haut sur la tige ont un liber antérieur moins abondant. Leur pétiole n'offre souvent qu'un arc libéroligneux dont le liber se replie de chaque côté sur la face antérieure du bois.

Ainsi, par exemple, une feuille dont le limbe a 16 millimètres de longueur, n'offre à 11 millimètres du sommet aucune trace de liber antérieur sur sa nervure médiane ; plus bas, du liber normal passe à la face antérieure, lors de la jonction de nervures latérales. A 14 millimètres du sommet, la nervure médiane offre trois faisceaux, le médian seul a du liber antérieur formant bande continue non reliée au liber normal sur la coupe, les deux latéraux en arcs normaux sont deux nervures latérales. A la base du limbe, l'arc ligneux est totalement entouré de liber.

Toutes les feuilles ont du liber antérieur, accompagné ou non de vaisseaux, suivant la taille de la feuille. Seules les plus petites bractées sessiles de l'inflorescence n'ont aucune trace de liber antérieur en quelque point que ce soit.

La tige n'a pas de liber médullaire, même à l'état d'ébauche, il en est de même du pédoncule floral.

**Phyteuma spicatum** *L.* — Dans les feuilles radicales et les caulinaires inférieures qui sont pétiolées, *plusieurs nervures importantes* se réunissent près de la base du limbe. C'est à cette jonction, ainsi que des coupes successives me l'ont montré, que le liber normal devient liber placé à la face antérieure.

Au-dessus de ce point, la nervure médiane montre un arc libéroligneux à cornes libériennes saillantes, de même les autres nervures. Au point de jonction, toutes ces cornes libériennes s'isolent à la face antérieure de l'arc libéroligneux total. Ces faisceaux libériens se rapprochent ensuite les uns des autres et forment plus bas la bande libérienne antérieure continue qui existe tout le long du pétiole.

A la base du pétiole, ces faisceaux reprennent place normale, quelques-uns disparaissent peut-être. En tout cas, aucun ne pénètre dans la moelle de la tige.

Les feuilles sessiles, insérées vers le haut de la tige, n'ont pas de liber antérieur, seulement à leur base les deux extré-

mités libériennes de l'arc normal sont très saillantes sur les faces latérales du bois.

**Phyteuma hemisphæricum** *L.* — Les feuilles linéaires de cette plante sont longues de 6 à 10 centimètres et montrent, sur une certaine longueur, des faisceaux formés d'un arc ligneux entouré totalement par du liber ; chacun est entouré d'un endoderme à ponctuations subéreuses.

Voici, par exemple, ce que l'on observe dans une feuille de 10 centimètres. A 2 ou 3 millimètres du sommet, l'endoderme n'est pas différencié autour des faisceaux ; le médian seul a du tissu collenchymateux à sa face antérieure, mais sans liber. Le liber normal ne forme même pas un arc très courbe. En descendant, le liber forme un arc (de cercle) de plus en plus grand. A 1 centimètre, l'arc libérien ne forme pas de liber antérieur. Sur une grande longueur, la face antérieure du faisceau est occupée par un tissu collenchymateux sans laticifère, ni liber. Ce n'est qu'à 6 centimètres du sommet, qu'il y a de petits îlots libériens latéro-antérieurs. Plus bas, l'arc libérien, par suite de l'adjonction de nervures latérales, se referme au-dessus du bois. La tige est totalement dépourvue de liber médullaire.

**Trachelium cæruleum** *L.* — Dans le limbe, la nervure médiane, à un certain niveau, montre un ou deux fascicules libériens antérieurs, faisant suite, comme toujours, au liber normal par un décours et des dispositions toujours semblables. On voit nettement, lors de la jonction d'une nervure latérale à la médiane, un fascicule libérien passer à la face antérieure. De la sorte, le nombre des fascicules antérieurs augmente en descendant, et dans le pétiole, on observe une disposition identique à celle du pétiode de *Campanula carpatica*. Le bois accompagnant le liber antérieur se trouve en deux points symétriques et fait suite comme lui à des tissus normalement placés à un autre niveau.

**Lobelia.** — La tige est toujours normale. Dans les feuilles sessiles des *L. cardinalis* L. et *L. syphilitica* L., la nervure

médiane offre du liber en cercle complet, entourant un arc de bois plus ou moins largement ouvert. La suite des coupes, vers le haut et vers le bas, montre toujours que les faisceaux libériens antérieurs occupent une place normale vers l'insertion à la tige, et dans les terminaisons des nervures.

Par exemple, dans une feuille sessile de *L. syphilitica* ayant 9 centimètres de long, la nervure médiane, à 3 centimètres du sommet, offre une structure normale. A 4 centimètres et demi du sommet, seulement, un petit fascicule libérien dépasse l'extrémité latérale de l'arc ligneux.

Les nervures latérales qui se rattachent à la médiane assez haut dans le limbe sont normales ; celles qui en partent à 2 centimètres et demi de la tige n'ont qu'un arc libéroligneux très recourbé, avec extrémités libériennes proéminentes au-dessus du bois.

A la base de la feuille, on a trois faisceaux ou nervures. Les deux latérales ont une structure intéressante : l'une est doublement concentrique (le bois et le liber y forment un cercle) ; dans l'autre, le liber seul forme un cercle complet. Cela montre, puisque ces deux méristèles latérales sont homologues, qu'il y a analogie complète entre l'arc libéroligneux antérieur d'un cercle libéroligneux et les faisceaux libériens antérieurs d'un cercle libérien entourant un arc postérieur de bois.

Ainsi dans les feuilles de *Lobelia syphilitica*, il n'y a du liber antérieur que sur la moitié de la longueur de la nervure médiane et sur la base des deux ou quatre nervures latérales les plus fortes.

Je place ici, *avec doute*, le *Campanula rhomboidalis* L., cité par Westermaier [**25**], comme ayant du liber interne dans la tige. Je n'en ai pas trouvé trace même aux nœuds, dans la partie supérieure d'un échantillon. Au contraire, le liber médullaire de la feuille est assez développé : on observe un cercle libéroligneux étroitement ouvert à la face antérieure ; et, en face de l'ouverture, il y a dans l'intérieur trois petits fascicules libériens.

**Conclusions pour les feuilles des Campanulacées. —** Lorsque la tige est normale, le liber interne ou antérieur ou médullaire manque rarement dans les feuilles des **Campa-**

nulacées, au moins dans le pétiole et à la base du limbe.

Chez les espèces à tiges anormales, les faisceaux antérieurs ou médullaires existent toujours dans les feuilles et, comme dans les exemples que nous venons de voir, ils sont une partie anormalement placée du trajet des faisceaux normaux.

De haut en bas, ces fascicules libériens ou libéroligneux se placent anormalement à la jonction de deux nervures. Le liber tend à déborder latéralement l'arc ligneux. Lorsque deux arcs libéroligneux s'unissent, si le point de soudure n'est pas à l'extrémité des deux arcs, les parties libériennes ou libéroligneuses comprises entre le point de contact et les extrémités se trouvent forcément placées à la face antérieure de l'arc total.

A la base du pétiole ou du limbe sessile, ces faisceaux se replacent en situation normale, soit dans l'arc foliaire lui-même, soit dans la *région libérienne normale* (exocycle) de la tige. Quelques-uns cependant disparaissent peu à peu de haut en bas avant de reprendre place normale.

La présence de faisceaux antérieurs et médullaires dans le pétiole et les nervures foliaires, alors que la tige en est totalement dépourvue, se rencontre dans un grand nombre de genres et de familles; nous verrons plus tard jusqu'à quel point on peut généraliser les faits trouvés chez les Campanulacées.

## CHAPITRE III

### CAMPANULACÉES A STÈLE CAULINAIRE ANORMALE

#### *Campanula rapunculoides* L.

Lestiboudois (1) avait dit que du latex s'écoulait de la moelle de cette plante et en concluait à la présence du liber dans la moelle.

(1) Voy. p. 22, (2).

Mais TRÉCUL [13], DE BARY [19], WESTERMAIER [25], PETERSEN [27], HÉRAIL [37] disent au contraire que la tige est normale.

C'est en cherchant le liber médullaire, au nœud, que j'ai trouvé l'anomalie de cette plante.

Cette étude manquait dans le travail de WEISS, elle le complète et vérifie d'une façon indiscutable sa manière de voir. Elle tire son intérêt du fait qu'on y constate dans la plante adulte la première ébauche de l'apparition du liber interne dans les tiges des **Campanulacées**. Nulle part l'anomalie est si réduite dans toute l'étendue de la plante.

Les faisceaux médullaires forment comme des racines vasculaires plus ou moins rameuses que la feuille enverrait dans la moelle.

*Feuille.* — La disposition du liber anormalement placé dans cet organe montre une analogie complète avec celle rencontrée dans les **Campanulacées** à tige normale.

Les *feuilles radicales* ont un *très long pétiole.* Si on suit le trajet des faisceaux de bas en haut, on trouve dans le pétiole, contre l'insertion à la tige, un arc libéroligneux normal. Au-dessus, les deux extrémités de l'arc se recourbent, le liber contourne et dépasse les extrémités de l'arc ligneux et arrive ainsi à se placer en partie à l'intérieur de l'arc libéroligneux. Les deux bords de l'arc peuvent se souder, enfermant ainsi un véritable liber médullaire dans un cercle libéroligneux; quelques vaisseaux accompagnent parfois le liber médullaire.

Près du limbe, le cercle s'ouvre à la face antérieure et les faisceaux médullaires se placent entre les deux bords de l'ouverture.

Les faisceaux des nervures qui se détachent de cette méristèle médiane ont du liber sur les deux faces du bois, ou même, à leur base, sont concentriques par le liber. A mesure qu'ils s'éloignent du pétiole, ils perdent peu à peu cette disposition, le liber antérieur repassant peu à peu à la face postérieure ou prenant directement part à la constitution de petites nervures normales.

Les *feuilles caulinaires* sont identiques malgré leur court pétiole. Mais il y a des variations de structure à ce point de vue, suivant le niveau d'insertion sur la tige, et suivant la grandeur des feuilles. Le cercle libéroligneux du pétiole peut être fermé plus ou moins complètement au-dessus des faisceaux médullaires. Ceux-ci peuvent être nombreux et isolés, ou réunis soit en deux groupes, soit en un seul placé dans l'ouverture de l'arc libéroligneux et faisant saillie à l'intérieur. Ces faisceaux médullaires

peuvent être criblés ou cribro-vasculaires. Les vaisseaux sont alors à la face antérieure du liber.

Dans le limbe, les faisceaux anormalement placés, soit antérieurs, soit médullaires, sont toujours la suite de faisceaux normaux. Mais à la base du pétiole, ils peuvent retourner dans le liber normal ou se poursuivre directement dans la moelle de la tige ; parfois même, ils se perdent peu à peu de haut en bas dans leur trajet dans le pétiole. Le plus grand nombre arrive cependant jusqu'à la tige.

*Tige.* — Dix échantillons ont été étudiés avec détails et complètement.

Ceux qui montrent un grand développement du liber médullaire présentent le maximum de cette formation à une certaine distance du sol. A mesure que l'on s'éloigne de ce point, soit vers le haut, soit vers le bas, le développement des faisceaux médullaires diminue jusqu'à devenir nul. On ne peut comparer que les entre-nœuds successifs et non toutes les sections, car à chaque nœud, on trouve un nouveau système médullaire faisant suite aux faisceaux de la feuille ou à ceux du cercle normal de la tige. Et ce système ne s'étend pas sur plus d'un entre-nœud.

Quelques échantillons seulement ont présenté un grand développement des faisceaux médullaires au niveau de plusieurs nœuds. C'étaient des tiges ayant poussé isolées et non en touffes.

On trouvait alors des faisceaux médullaires jusqu'à un centimètre au-dessous des nœuds, tandis que dans d'autres échantillons, atteignant jusqu'à un mètre de haut également, pas un seul nœud, sur trente ayant des faisceaux médullaires, n'offrait de liber interne à plus de deux millimètres sous l'insertion foliaire. La longueur des entre-nœuds dans ces derniers échantillons était aussi grande que chez les premiers.

A chaque nœud, trois arcs libéroligneux s'ajoutent au cercle normal de la tige. L'un médian est la trace foliaire, les deux latéraux forment chacun la moitié de la trace du rameau axillaire. Ces derniers manquent parfois ou bien sont très réduits, suivant l'état du bourgeon axillaire.

En prenant un point de la tige où les faisceaux médullaires sont bien développés, suivons, par une série basipète de coupes transversales, le trajet des faisceaux qui entrent dans la moelle à un nœud.

La trace foliaire comprend trois faisceaux (ou méristèles), les deux latéraux rejoignent l'arc médian foliaire aux deux points où ce dernier se joint aux deux traces du rameau axillaire. (Fig. III : 3 et 4.)

A un niveau où le rameau axillaire est encore séparé de la tige, on voit, en face de lui, une saillie du liber normal de la tige vers la moelle. Au-dessous, le rameau se soude à la tige, leurs stèles se rapprochent, alors les libers de la tige et du rameau s'anastomosent et se placent l'un à côté de l'autre vers le point de contact des stèles. Le rameau n'a pas de faisceaux médullaires. Durant que s'établit ce contact, la saillie du liber normal de la tige vers la moelle, déjà marquée plus haut, s'accentue en refoulant le bois devant elle (ce bois est souvent réduit à des fibres lignifiées) et se divise radialement en deux. Au point où cette division se produit, elle porte aussi sur l'anneau libéroligneux du rameau qui s'ouvre ainsi du côté de la tige. La saillie du liber normal de la tige en a donc formé deux qui sont placées à droite et à gauche de la trace du rameau et qui continuent à s'accentuer.

A son tour, la trace foliaire se joint, par ses deux extrémités latérales, à la trace du rameau qui s'est coupée radialement en face d'elle. Aux deux points de raccord, leurs libers se mêlent d'abord sur un court trajet, puis font saillie dans la moelle aux deux points de raccord. On a donc quatre saillies du liber qui, s'isolant dans la moelle, formeront les faisceaux médullaires.

Les faisceaux médullaires et antérieurs de la feuille peuvent passer directement dans la moelle de la tige, lorsqu'ils n'ont pas rejoint place normale avant l'union des traces foliaire et gemmaire. Dans le cas où ils se sont replacés normalement à la base du pétiole, ils constituent avec les faisceaux latéraux de la feuille les parties les plus latérales de la

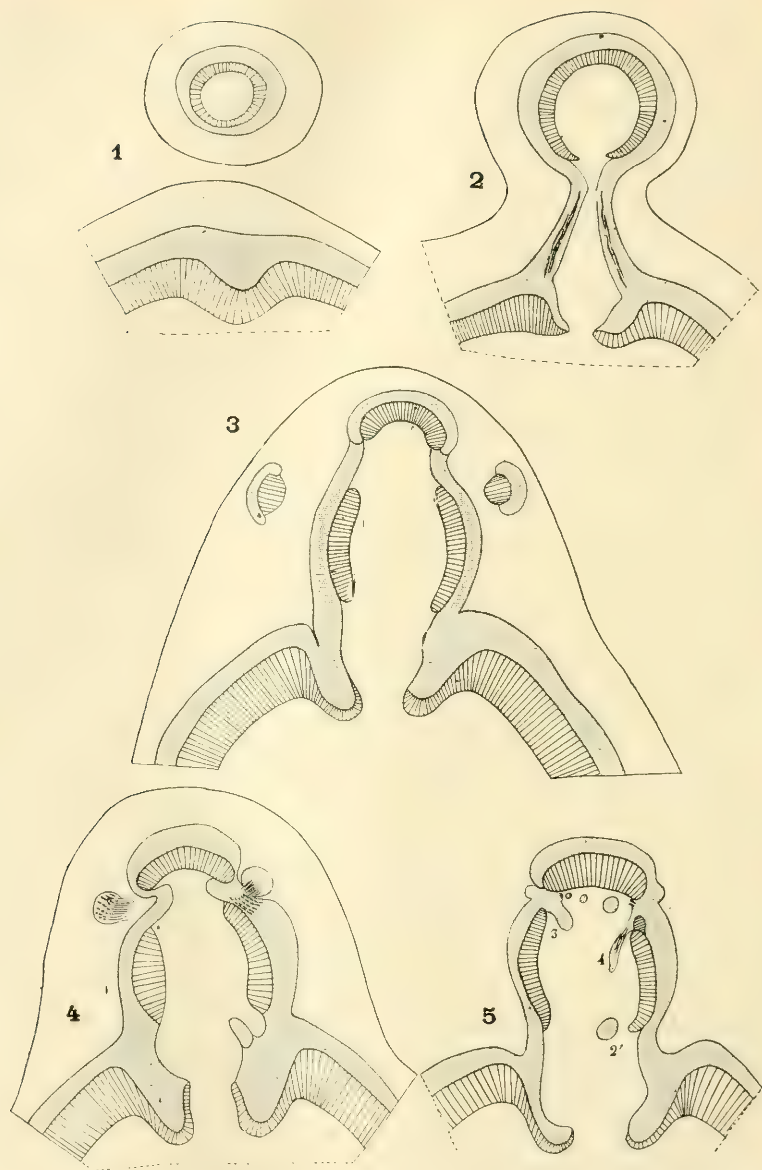



Fig. III

Tige de *Campanula rapunculoides* L. Suite de coupes transversales montrant le passage des faisceaux du cercle normal dans la moelle, aux points d'insertion du rameau et de la feuille. Série basipète de 1 à 12.

*Nota.* — Les proportions de ces figures ne sont pas toujours rigoureusement exactes, ces schémas n'ont pas été dessinés à la chambre claire.

trace foliaire. Ce sont précisément ces parties latérales qui forment les faisceaux devenant médullaires à la jonction des systèmes foliaire et caulinaire.

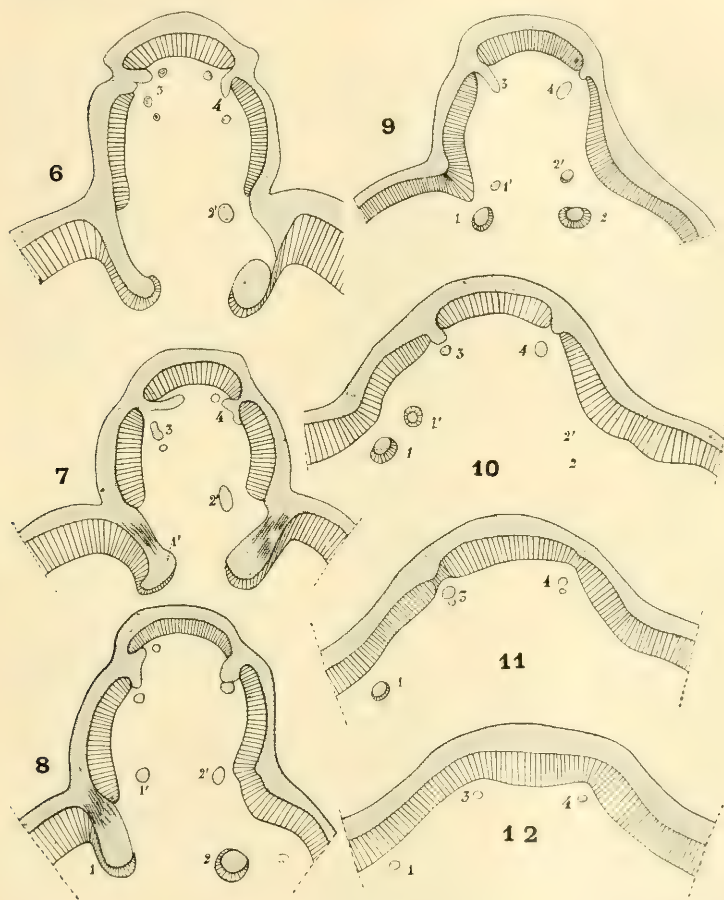



Fig. III (*suite*)

Le liber normal passe donc dans la moelle en quatre points, situés entre la trace foliaire, les deux traces gemmaires et le cercle libéroligneux caulinaire ouvert en face de la feuille. (Fig. IV.)

En suivant toute la série des coupes inférieures, on voit les faisceaux médullaires se diviser, se resouder les uns aux

autres, se placer parfois à côté du liber normal faisant encore saillie dans le bois, puis s'isoler de nouveau complètement. L'ensemble des faisceaux médullaires forme ainsi un réseau dont les fils diminuent de grosseur, en descendant dans l'entre-nœud, et finissent toujours par s'atténuer et disparaître, sans avoir aucune autre relation avec le liber normal.




Fig. IV
*Campanula rapunculoides* L. Disposition des faisceaux médullaires dans un entre-nœud (le 15e à partir du sol), d'après la série de coupes figurée en partie dans la figure III.

Ce réseau médullaire est d'autant plus complexe qu'il est plus étendu en longueur dans l'entre-nœud. Il peut y avoir très souvent indépendance complète entre les quatre faisceaux simples venus, deux des parties latérales de l'arc foliaire et deux du liber normal de la tige.

*Quelle est l'origine exacte des faisceaux devenus médullaires?* Lorsqu'il y a passage direct des faisceaux antérieurs ou médullaires de la feuille dans la moelle de la tige, nous savons qu'ils ont

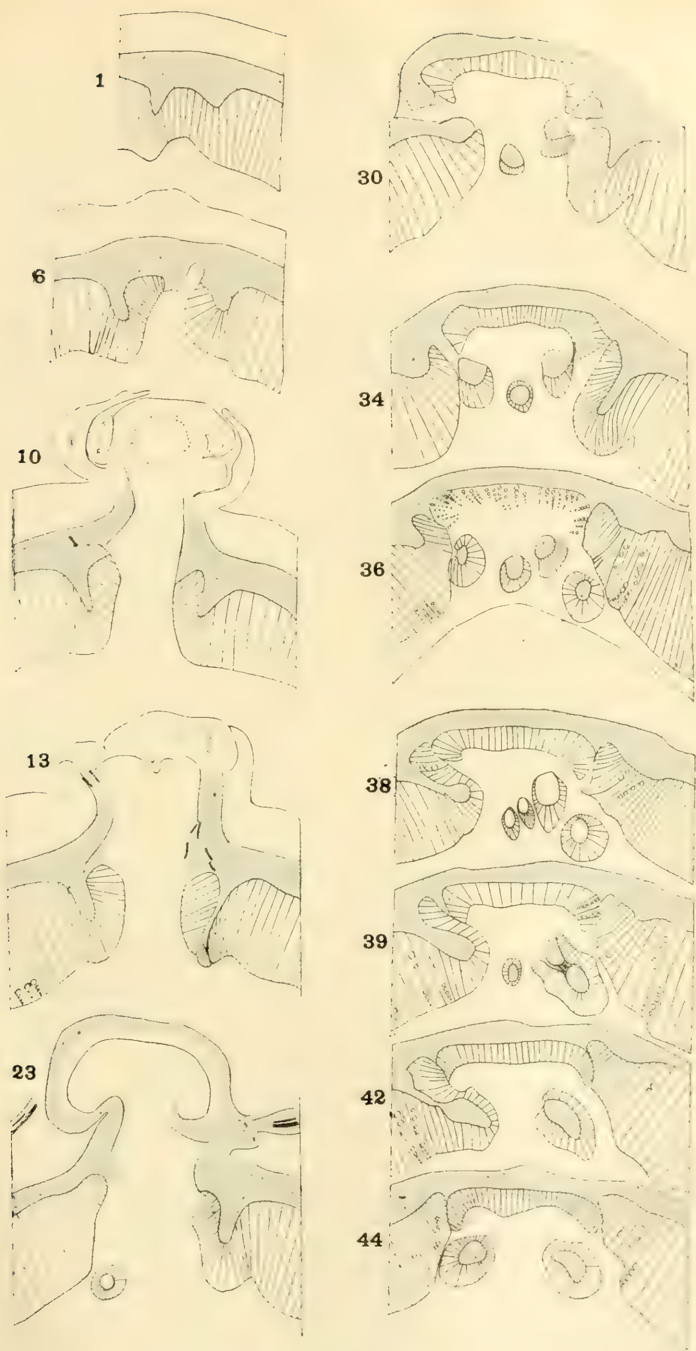



Fig. V
Série basipète de coupes dans un nœud de la tige du *Campanula rapunculoides* L. Les numéros qui manquent correspondent aux coupes non dessinées (faites à la chambre claire). Le bourgeon axillaire étant encore très réduit.

pour origine des faisceaux normaux de nervures foliaires.

Pour les *faisceaux issus des parties les plus latérales de l'arc foliaire*, à leur départ dans la moelle, il y a des anastomoses entre eux et le liber du rameau ou de la tige, cependant les extrémités de l'arc foliaire les forment pour la plus grande partie. Ces extrémités sont surtout constituées par les deux faisceaux latéraux foliaires, qui ne se joignent au gros faisceau médian qu'au point où ce dernier prend place dans la tige. Les faisceaux antérieurs ou médullaires du pétiole s'y placent quelquefois avec eux. L'origine de ces faisceaux médullaires de la tige est très difficile à démêler. Néanmoins, voici les faisceaux qui d'une façon certaine contribuent à les former, ce sont : les faisceaux foliaires latéraux, les extrémités du faisceau foliaire médian et les fascicules libériens médullaires du pétiole et enfin, avec l'âge, le liber du rameau axillaire. Mais *il est impossible* par l'examen des coupes, de faire la part qui revient à chacun de ces éléments dans le faisceau devenant médullaire. Les laticifères eux-mêmes n'indiquent rien de précis, au contraire leurs anastomoses empêchent la distinction des groupes libériens.

En ce qui concerne *les deux faisceaux médullaires venus du liber normal de la tige*, si parfois le liber s'invaginant de la sorte dans la moelle, contracte des anastomoses avec le liber du rameau axillaire, d'autres fois on voit les deux invaginations se faire dans la moelle au-dessus de la soudure du rameau à la tige. De plus, leur développement paraît toujours indépendant de l'état où se trouve le bourgeon. C'est donc le liber normal de la tige qui forme ces faisceaux.

Le parcours longitudinal des faisceaux dans la tige est rectiligne, de sorte que l'on peut constater que le liber passant dans la moelle forme la partie médiane de la trace d'une feuille insérée huit entre-nœuds au-dessus.

Extérieurement, les feuilles semblent en divergence 2/5, mais ce n'est là qu'une apparence.

Le développement des faisceaux médullaires varie d'un entre-nœud à l'autre, et d'un individu à l'autre.

Les **variations** observées portent sur les faits suivants :

1° *La longueur.* Dans beaucoup de tiges, la longueur des faisceaux médullaires atteint 2 millimètres au plus. Dans d'autres, elle va jusqu'à 1 centimètre, une longueur de 7 à 8 millimètres étant assez fréquente. Ces faisceaux s'étendent très rarement sur plus d'un entre-nœud, ils sont parfois réduits à une invagination du liber dans le bois.

2° *L'entrée et l'isolement plus ou moins rapides des faisceaux dans la moelle*; ils restent quelquefois accolés sur une certaine étendue au liber normal saillant dans le bois.

3° *La variabilité du trajet des faisceaux libériens médullaires de la feuille*, qui peuvent :

*a.* Entrer directement dans la moelle de la tige ;

*b.* Se placer aux extrémités de l'arc foliaire médian, avant de devenir médullaires dans la tige ;

*c.* Prendre place, comme l'arc foliaire, dans le cercle libérien normal de la tige.

4° Dans les *concrescences entre les faisceaux médullaires*. Les deux faisceaux qui passent à droite et à gauche de la trace foliaire peuvent s'unir sur une plus ou moins grande étendue.

5° L'*importance de la partie ligneuse de ces faisceaux médullaires*. Leur liber est toujours central, le tissu lignifié est placé sur leur face extérieure ou bien les entoure, sa disposition est irradiée. Vers la terminaison inférieure du faisceau, les cellules ligneuses réticulées abondent et entourent la terminaison qui a lieu par atténuation insensible.

6° Dans l'*asymétrie entre les faisceaux homologues* situés à droite et à gauche par rapport au plan de symétrie de la feuille. Il est même rare qu'à un même niveau, ils se comportent d'une façon identique.

*Variations dans la même plante suivant le niveau.* Prenons comme exemple un échantillon non fleuri, haut de 90 centimètres et comprenant plus de *soixante* entre-nœuds.

Les feuilles radicales ont du liber médullaire, mais la tige n'en a point, à leur insertion. De même au nœud terminant le premier entre-nœud allongé. Au deuxième nœud, il y a

Fig. VI

1 à 10. Insertion d'une feuille *et de son rameau axillaire* sur la tige-axe de *Campanula rapunculoides* L. Les coupes 3 et 8 n'ont pas été dessinées. Le faisceau *a*

trois faisceaux médullaires; l'un atteint 2 millimètres sous l'insertion, c'est le faisceau médullaire de la feuille; les deux autres, qui sont les traces de la dixième feuille caulinaire, atteignent : l'un $2^{mm},5$, l'autre 3.

Au quatrième nœud, on trouve les quatre fascicules médullaires typiques; on retrouve les deux plus latéraux à 7 millimètres sous le nœud, l'un se termine assez rapidement, l'autre atteint le 13e millimètre sous le nœud, l'entre-nœud ayant 5 centimètres et demi. Dans le quatrième entre-nœud mesurant 46 millimètres, les faisceaux les plus longs atteignent 7 et 9. Il en est à peu près ainsi jusqu'à la quinzième feuille où un seul des fascicules médullaires atteint 8 millimètres de long.

A partir de là, la longueur des fascicules médullaires diminue. A partir de la vingtième feuille, aucun faisceau ne passe dans la moelle à droite et à gauche de l'insertion foliaire. Ce sont les traces de feuilles insérées plus haut, qui à chaque nœud forment les deux faisceaux médullaires.

A mesure que l'on s'élève vers les entre-nœuds supérieurs, ces faisceaux ne rentrent dans la moelle que bien au-dessous de la feuille dont la trace les repousse *pour ainsi dire* dans la moelle. Les traces gemmaires sont en effet nulles ou très réduites.

A la vingt-cinquième feuille, ils ne forment que deux invaginations du liber normal vers la moelle, et ne s'isolent à aucun niveau dans la moelle. Ils viennent jusqu'à elle, tout en restant contre le liber normal, dans la moitié supérieure de l'entre-nœud.

Enfin, ces ébauches de faisceaux médullaires se réduisent elles-mêmes. A la quarantième feuille, il n'y a plus qu'une forte invagination du liber normal, elle n'existe que d'un seul côté. Enfin, dans la région terminale de la tige, il n'y a plus trace de tendance à la formation de faisceaux médullaires.

se trouve dans un tissu de cellules épaissies. — A et B. Dernières traces d'un faisceau libéroligneux médullaire, près de sa terminaison, à environ un centimètre au-dessous d'un nœud.

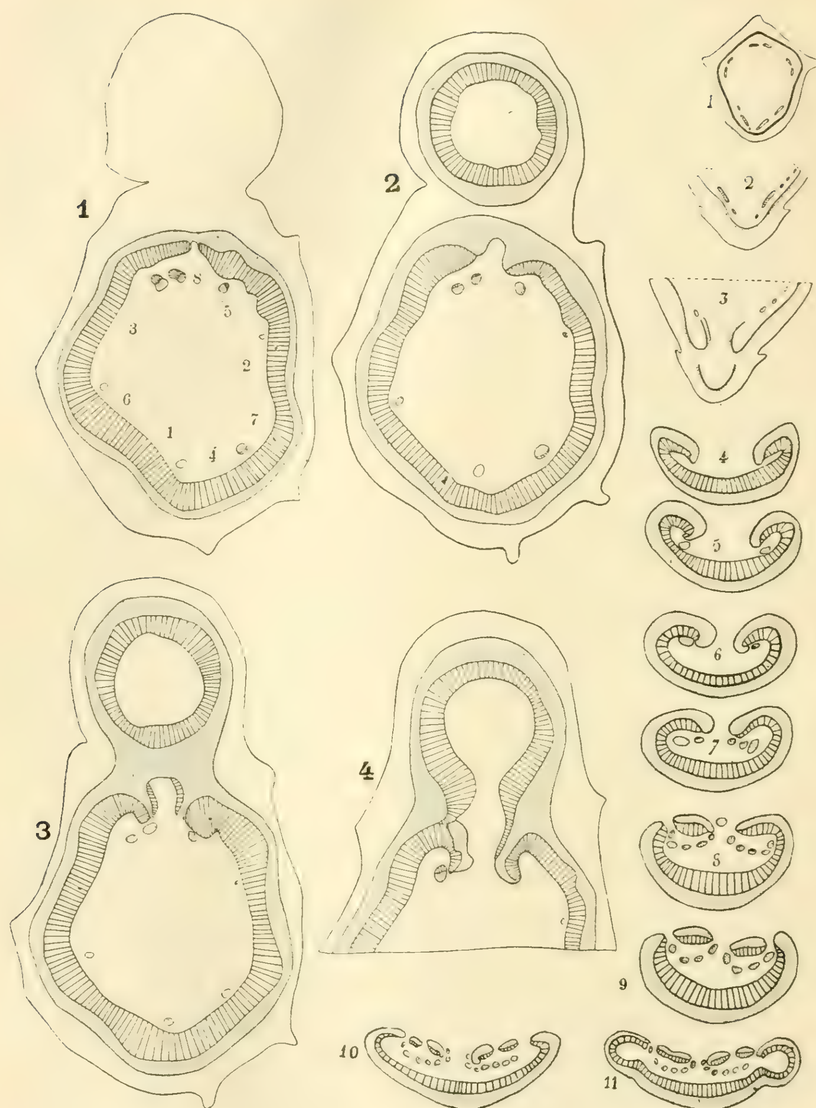



Fig. VII

*Campanula Trachelium* L. 1 à 4 et celles des figures VII (*suite*). Séric basipète de coupes transversales montrant le passage dans la moelle de faisceaux normalement placés (dessinées à la chambre claire). — 1 à 11. Schémas de l'aspect des faisceaux, au nœud d'insertion et à divers niveaux dans le pétiole d'une feuille. Succession basifuge de 1 à 11.

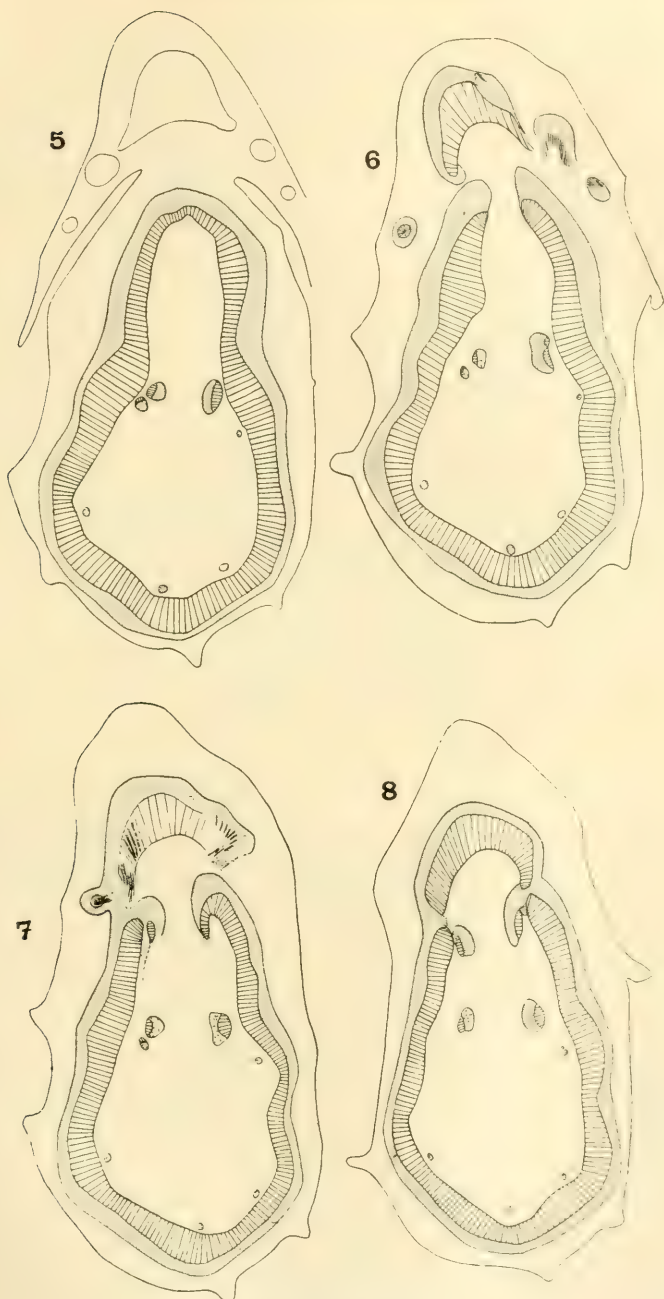



Fig. VII (*suite*)

**Dispositions invariables.** — 1° Les rameaux latéraux de la tige principale n'ont jamais montré la moindre trace de liber médullaire. Les pédoncules floraux en sont aussi dépourvus.

2° Les faisceaux médullaires ne se joignent jamais à ceux d'un entre-nœud inférieur à celui où ils entrent dans la moelle. Il est même si rare qu'ils pénètrent dans cet entre-nœud, que je n'ai rencontré ce fait qu'une seule fois.

3° Les faisceaux anormalement placés font suite au liber normal, aux nœuds ou dans la feuille. Je néglige un seul fascicule rencontré isolé dans la moelle.

4° Les faisceaux médullaires qui s'étendent le plus bas, dans chaque entre-nœud, sont toujours les faisceaux qui après un trajet normal passent dans la moelle aux points où la trace du rameau doit se souder à l'arc caulinaire. Lorsque, dans les entre-nœuds supérieurs de la tige, il n'y a plus que des traces de liber anormalement placé, ce sont ces mêmes faisceaux qui constituent les invaginations du liber normal dans le bois, ou qui seuls pénètrent dans la moelle.

5° Les faisceaux médullaires ont des laticifères libériens.

### *Campanula Trachelium* L. = *C. urticifolia* Schm.

Cette espèce se place près du *C. rapunculoides*, par la simplicité de son système médullaire, qui toutefois est plus complexe dans les tiges robustes.

Chez le *C. rapunculoides*, on trouvait, au niveau des feuilles radicales, la disposition des *C.* n'ayant du liber interne que dans le pétiole et le limbe. A un niveau plus élevé, le liber médullaire existait, mais il était souvent peu développé et enfin toujours nul dans les entre-nœuds supérieurs.

Dans le *C. Trachelium*, on a aussi des fascicules venant des feuilles et entrant dans la moelle à chaque nœud. Mais chacun d'eux, au lieu de ne parcourir qu'un entre-nœud, en parcourt plusieurs. Ils arrivent ainsi à se souder latéralement aux faisceaux médullaires rentrés dans la moelle à un niveau

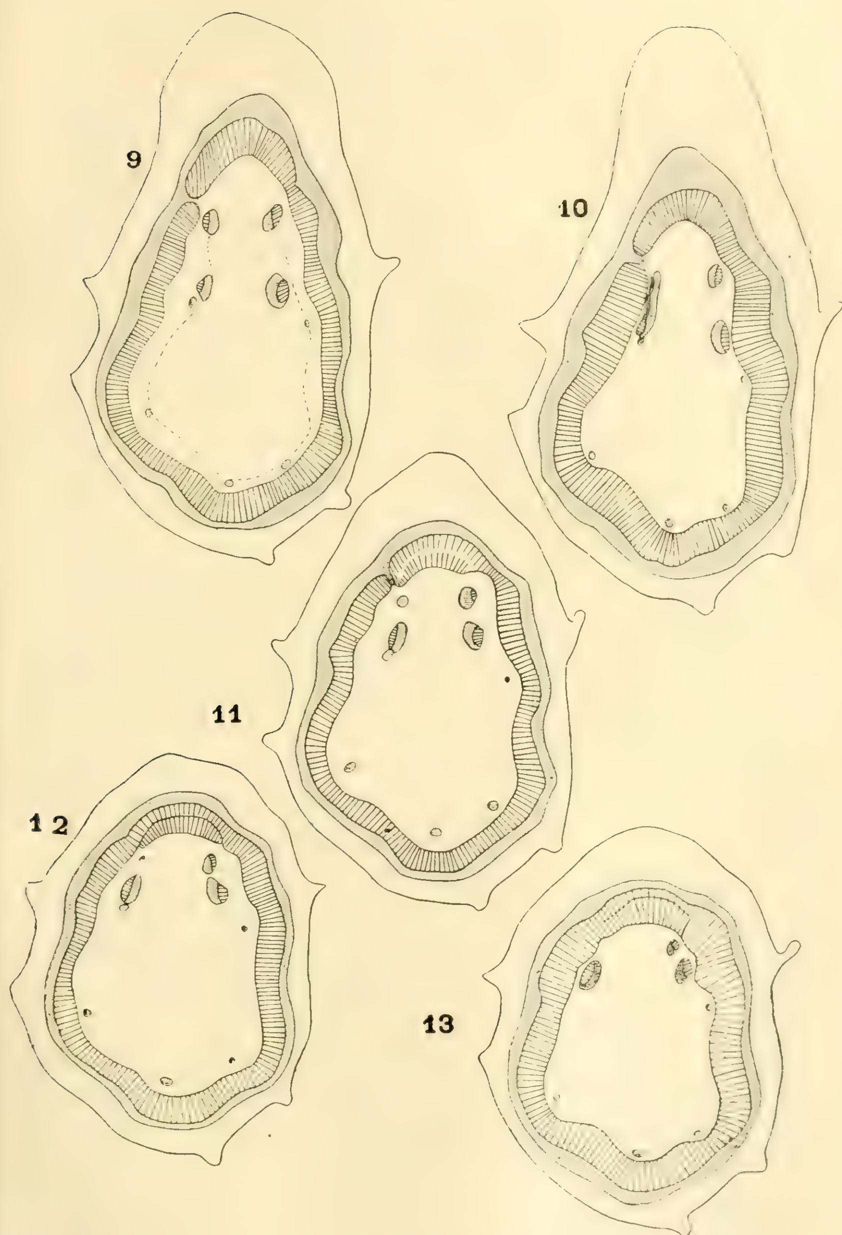



Fig. VII (*suite*)

plus inférieur. Les groupes formés par la réunion de deux ou de trois faisceaux parcourent plusieurs entre-nœuds de haut en bas, ce sont des sympodes.

Cette façon de présenter les choses n'est pas une simple vue de l'esprit, tendant à faire dériver la disposition des faisceaux médullaires du *C. Trachelium* de celle que nous avons vue dans le *C. rapunculoides*. La preuve de son exactitude se trouve dans le fait suivant. La partie supérieure de la tige principale de *C. Trachelium*, les branches latérales, ou même les tiges axiales peu robustes présentent la même disposition des fascicules médullaires, que le *C. rapunculoides*.

Le *C. Trachelium* se distingue par sa tige à cinq angles un peu ailés, dus à la disposition, en divergence apparente 2/5, de feuilles longuement décurrentes sur la tige. Quelques tiges n'ont parfois que trois ou quatre côtes ailées, la décurrence des feuilles n'atteignant pas une assez grande longueur.

Les faisceaux libériens médullaires, accompagnés souvent de tissus lignifiés placés sur leur face externe, sont disposés en cinq groupes, chacun d'eux étant placé sous une des ailes de la tige.

Entre la disposition des côtes de la tige et celle du liber interne, il y a une si grande concordance, qu'une figure représentant la course des faisceaux médullaires, représente exactement la disposition des côtes aliformes de la surface de la tige. Et si, sur la même tige, suivant l'entre-nœud considéré, on ne trouve que trois ou quatre côtes, les faisceaux médullaires, isolés ou réunis, sont alors disposés en trois ou quatre *groupes*.

Un des types les plus simples que j'aie rencontrés est *exactement reproduit* par la figure VIII, n° 1, qui représente la tige supposée fendue en long, comme un tuyau cylindrique et étalée pour montrer à plat sa face externe.

C'était une tige peu robuste, non ramifiée, placée à la base d'une autre. Elle comprend vingt entre-nœuds numérotés de bas en haut. La première fleur se trouve au dou-

zième nœud. Chacun des faisceaux médullaires de l'inflorescence s'étend sur plusieurs entre-nœuds.

Dans la partie feuillée, ce n'est que vers les septième et sixième nœuds, que les traces foliaires médullaires pénètrent au delà de l'entre-nœud où elles entrent dans la moelle.

Les faisceaux médullaires sont toujours une partie des faisceaux normaux qui entrent dans la moelle aux nœuds. Ils diminuent peu à peu de volume de haut en bas et disparaissent sans rejoindre le liber normal. Les laticifères les accompagnent toujours.

Dans cet échantillon, la plupart des faisceaux devenant médullaires ne sont pas formés par les faisceaux de la feuille insérée au nœud considéré. Ils sont, *pour ainsi dire*, repoussés dans la moelle par la trace gemmaire s'intercalant dans le (cycle caulinaire) cercle libéroligneux normal de la tige.

Weiss, dans ses descriptions de *C. latifolia* et *pyramidalis*, dit que ces faisceaux sont les traces des feuilles insérées verticalement au-dessus. A en juger par l'apparence extérieure, les traces médianes des feuilles parcourraient cinq entre-nœuds avant de passer dans la moelle. Mais l'anatomie montre une divergence réelle de 3/8. Les faisceaux qui passent dans la moelle à un nœud, à droite et à gauche de la trace gemmaire, sont ceux de la feuille insérée huit entre-nœuds au-dessus.

Les entre-nœuds supérieurs de cette tige n'ont pas de faisceaux médulllaires, et les faisceaux qui passent dans la moelle au dix-huitième et au dix-septième nœuds se détachent à droite et à gauche de la trace gemmaire. Comme il n'y a que trois ou quatre entre-nœuds au-dessus, c'est là un fait qui est en contradiction avec l'opinion précédente. Mais il s'agit là d'une inflorescence, et les faisceaux n'y quittent pas leur place normale au-dessus des trouées foliaires, mais au-dessous, ceux du dix-huitième nœud ne sont dans la moelle qu'au-dessus du dix-septième.

Dans une autre tige de *C. Trachelium* ayant vingt-trois entre-nœuds, la disposition du liber dans la moelle de l'in-

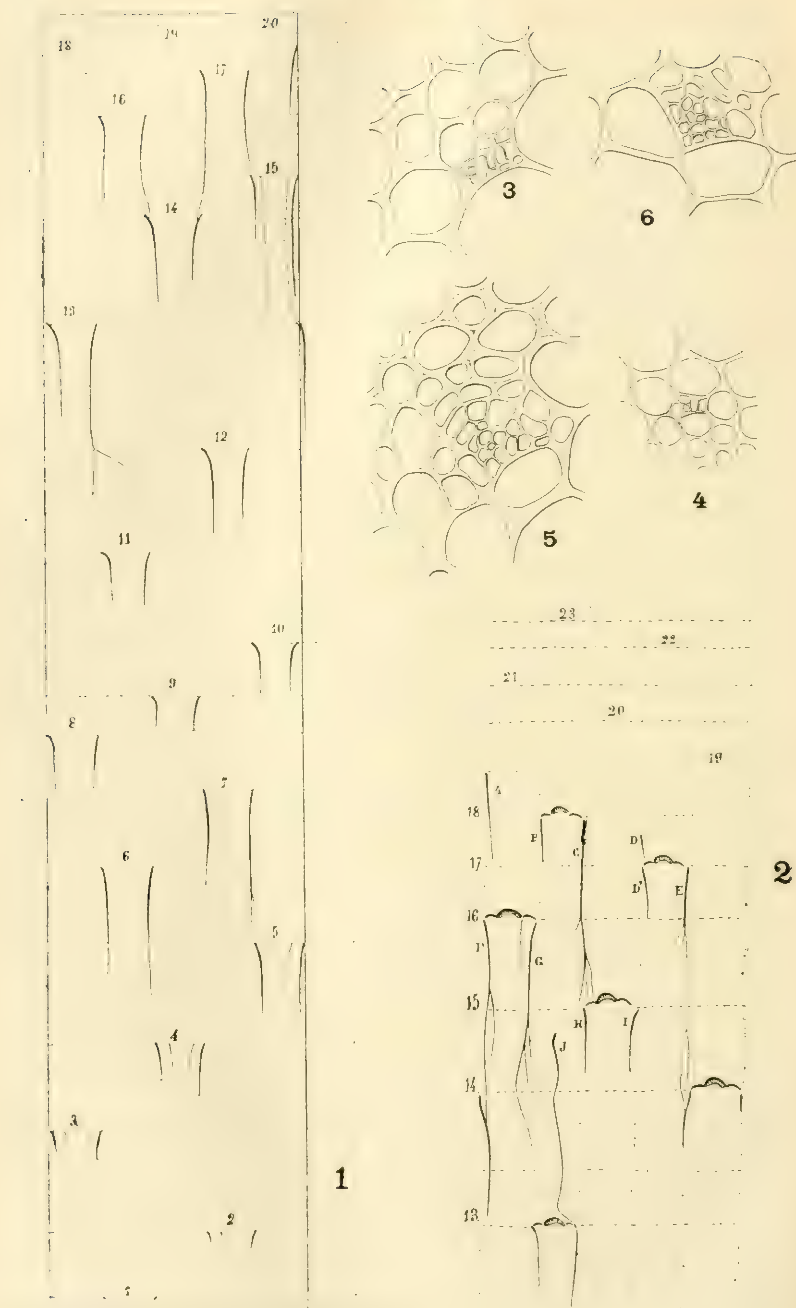



Fig. VIII

florescence rappelle celle de la précédente. Mais les faisceaux médullaires se divisent en petits fascicules qui se terminent isolément en pointes aveugles. Comme précédemment, les faisceaux devenant médullaires passent très rarement sur les côtés de la trace foliaire, mais presque toujours sur les côtés de la trace du rameau axillaire.

Dans cet échantillon, certains de ces faisceaux passent dans la moelle au-dessus de l'insertion du rameau, ils profitent *pour ainsi dire* de la faible lignification du *cercle ligneux* (endocycle) de cette inflorescence, pour passer dans la moelle avant que l'insertion du rameau leur laisse un passage encore plus facile. (Fig. VIII, n° 2.)

Au dix-huitième entre-nœud, un faisceau médullaire, détaché trop haut du cercle normal, se termine ainsi anormalement. Alors, au nœud 17, où il aurait dû entrer dans la moelle, on observe une énorme différence de taille entre les deux faisceaux qui entrent dans la moelle à droite et à gauche de la trace du rameau axillaire.

Au quinzième nœud, le même fait accidentel se produit, mais le faisceau J, après s'être isolé dans la moelle au-dessus du nœud 14, retourne dans le liber normal. Il passe plus bas dans la moelle, au point où il devait le faire, et se comporte alors comme son homologue situé de l'autre côté de la trace du rameau.

Enfin, on observe aussi dans cet échantillon, un fait non rencontré dans l'autre ; c'est le passage direct dans la moelle de la tige-axe des faisceaux médullaires que renferment les petits rameaux latéraux multiflores.

Fig. VIII.

Disposition des faisceaux médullaires dans un rejet latéral de *C. Trachelium* L. La longueur des entre-nœuds est proportionnelle à ce qu'elle était en réalité; elle est réduite au 1/9 pour les dix entre-nœuds inférieurs et de 1/6 pour les entre-nœuds au-dessus. — 2. Même figure que 1, pour le sommet d'une autre tige plus robuste, les longueurs sont réduites de 1/6. — 3. Le faisceau devenu médullaire au 14ᵉ nœud, dans le schéma 1, vu, en coupe transversale, au niveau du 13ᵉ nœud. G = 480 *d*. — 4. Coupe transversale, au-dessous du nœud 13, du fascicule qui s'est détaché du liber normal, deux entre-nœuds au-dessus, entre la trace de la feuille 15 et celle de son rameau axillaire. G = 480 *d*. — 5. Coupe transversale, près du nœud 17, de l'îlot médullaire A du schéma 2. G = 480 *d*. — 6. Un des fascicules E, au-dessous du nœud 16. G = 480 *d*.

Par exemple, au quinzième nœud, on remarque dans la moelle, de chaque côté, sur les bords de la trouée foliaire, vers la jonction des traces gemmaires au cercle de la tige, trois faisceaux qui sont, en allant de la tige à la trace foliaire :

1° Un faisceau qui se détache du liber normal de la tige juste au-dessus de ce nœud.

2° Un faisceau plus volumineux, avec partie ligneuse sur une face. Faisceau qui entre dans la moelle au point de jonction de la trace du rameau au cercle normal de la tige. Le liber du rameau paraît prendre part à sa formation, comme celui de la tige.

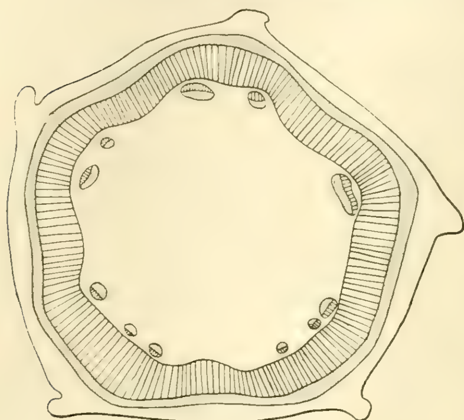


Fig. IX, n° 1

1. Coupe transversale d'une tige de *Campanula Trachelium* L. montrant 5 groupes de faisceaux médullaires.

3° Un des deux faisceaux médullaires du rameau.

Ces trois faisceaux se réunissent de chaque côté en un seul, immédiatement sous le nœud. Mais plus bas ils se séparent de nouveau.

*La partie inférieure* de cette tige offre de très nombreux faisceaux médullaires, disposés en quatre, trois ou deux zones et suivant en cela la symétrie extérieure de la tige, marquée par des côtes saillantes généralement au nombre de trois.

*Des tiges robustes*, étudiées de la même façon, montrent cinq groupes de faisceaux médullaires, situés en face des cinq angles saillants de la tige. A chaque nœud, on voit de nouveaux faisceaux entrer dans la moelle. Ces faisceaux se placent à côté des faisceaux médullaires existant déjà dans l'entre-nœud supérieur, ou bien ils s'unissent à eux par accolement latéral. (Série de la fig. VII.)

On a donc dans ces tiges cinq systèmes médullaires longitudinaux formés par les faisceaux venus des feuilles ou des rameaux, ou du cercle normal de la tige. Chacun de ces systèmes est formé d'un faisceau sympodique ou d'un groupe de faisceaux parcourant la tige verticalement dans toute sa longueur, et recevant à chaque nœud de nouveaux faisceaux qui compensent la diminution de volume que ces faisceaux éprouvent dans leur parcours de haut en bas.

Réunis ou isolés, tous ces faisceaux diminuent de haut en bas et disparaissent après un parcours plus ou moins grand. Ex.: fig. VIII: 1 et 2.

On observe une grande variation dans la longueur de chaque fascicule médullaire, et dans la façon dont ils s'accolent ou se séparent les uns des autres pour former des faisceaux périmédullaires en plus ou moins grand nombre.

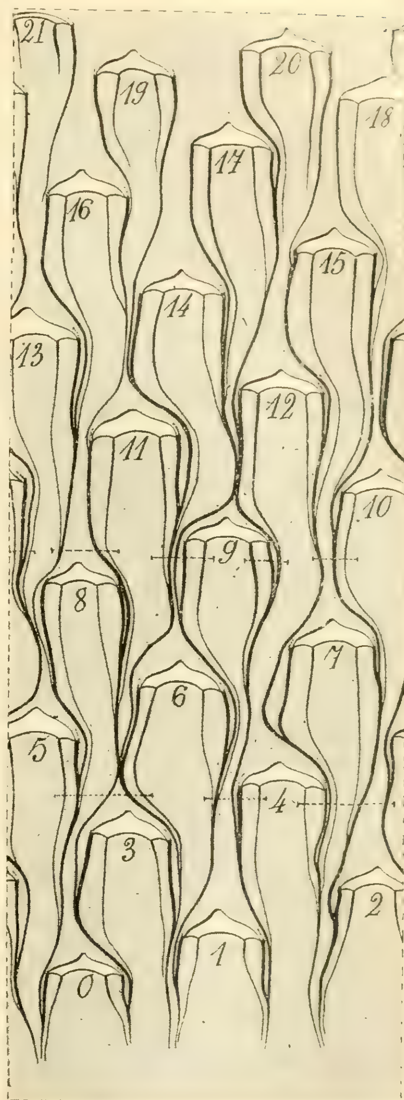



Fig. IX, nº 2

2. Figure schématique de la disposition des faisceaux médullaires du *C. Trachelium*. La surface pointillée représente la face interne du cercle libéroligneux normal. Au niveau de chaque trouée foliaire, on voit 3 arcs : le médian est la trace de feuille insérée en ce point, les deux latéraux constituent la trace du rameau axillaire.

La figure IX : 2, représente la course des faisceaux médullaires ; cette figure est absolument semblable à celle des faisceaux normaux de certaines tiges. Ces faisceaux médullaires forment un certain nombre de sympodes. Nombre variable sur la longueur d'une tige, et d'une tige à l'autre, *suivant l'importance des formations périmédullaires par rapport au diamètre de la tige.*

De chacun de ces sympodes longitudinaux, se détachent assez régulièrement en montant, sur la droite et sur la gauche, des faisceaux allant prendre place normale dans la tige ou dans la base du pétiole.

Les faisceaux devenus médullaires se soudent en sympodes après un trajet basipète plus ou moins long. Souvent on ne trouve que cinq sympodes au milieu de l'entre-nœud ; il peut y avoir un plus grand nombre de faisceaux médullaires, lorsque les faisceaux restent isolés les uns à côté des autres sur un plus long parcours. Ils sont disposés le plus souvent en trois, cinq ou huit groupes de faisceaux isolés ou réunis en un même nombre de sympodes.

Le bois qui accompagne ces faisceaux dans la moelle est aussi la continuation directe de faisceaux ligneux du cercle normal. Très développé au point où les faisceaux passent dans la moelle, il diminue peu à peu en descendant dans l'entre-nœud, et il finit par disparaître.

*Feuilles.* — La course des faisceaux libériens, soit médullaires, soit antérieurs, est analogue à ce qui existe dans les feuilles de *C. rapunculoides.* Mais les faisceaux médullaires sont plus souvent isolés dans un arc ou dans un cercle libéroligneux. (Fig. VII : 4 à 11.

Sur la nervure médiane, à trois centimètres environ du sommet, on trouve deux fascicules criblés antérieurs, qui en montant prennent place normale, au départ de deux petites nervures se détachant de la médiane.

On ne trouve de faisceaux médullaires, ni dans les *pédicelles floraux*, ni dans l'*axe de l'ovaire.* Seulement à la base de l'ovaire, on voit trois arcs libéroligneux très éloignés les uns

des autres, et entre eux trois arcs épais de liber s'avancent vers le centre, mais ne forment à aucun niveau des îlots isolés, analogues à du liber médullaire. Tous ces arcs forment un cercle ondulé et continu qui peu à peu forme le cercle régulier du pédoncule floral.

### *Campanula latifolia.*

D'après le texte de WEISS, cette plante est très voisine, par sa structure, du *C. Trachelium*.

Le tissu ligneux est cependant plus développé à la face externe de tous les faisceaux périmédullaires, et, sur les coupes transversales, la disposition des faisceaux médullaires est moins nettement en rapport avec la disposition des feuilles.

Le tissu ligneux de la moelle n'offre pas de vaisseaux.

### *Campanula bononiensis* L.

La moelle de la tige renferme un cercle périphérique de nombreux faisceaux, réduits le plus souvent à du liber. Du tissu ligneux avec vaisseaux les accompagne assez fréquemment. La partie ligneuse médullaire est appliquée contre la face externe de leur liber. Parfois, mais rarement, elle est placée exclusivement sur la face interne du faisceau libérien.

Dans la feuille, le liber médullaire est bien développé.

Ex. : Une feuille pétiolée ayant un limbe long de 45 millimètres montre, à 1 centimètre du sommet, une structure normale de la nervure médiane. A 15 millimètres, il y a deux petits fascicules libériens antérieurs venus des bords de l'arc normal. Plus bas, à la jonction d'une nervure latérale, une des pointes libéroligneuses de l'arc normal se place à la face antérieure, sans changer l'orientation respective de son bois et de son liber. Ce bois reste ainsi à la face antérieure, mais il disparaît plus bas et le liber se poursuit seul à la face antérieure de l'arc normal.

Le liber de la face antérieure augmente par adjonction de nouveaux fascicules qui sont parfois libéroligneux, on a bientôt (sur la section transversale) un arc presque fermé, libéroligneux, dont le liber dépasse les extrémités ligneuses et se prolonge dans la moelle.

Dans le pétiole, un cercle libéroligneux aplati à sa face antérieure renferme dans sa moelle de six à neuf fascicules criblés. A la base du pétiole, le cercle ligneux est ouvert antérieurement sur la ligne médiane ; les extrémités libériennes, formées par les précédents faisceaux criblés médullaires qui se sont unis, passent par l'ouverture antérieure et se prolongent dans la moelle, sans s'éloigner beaucoup des extrémités ligneuses. (Fig. XXII, n° 61).

Les extrémités antérieures de l'arc libéroligneux se séparent du reste de l'arc et entrent directement dans la moelle de la tige, un certain nombre de vaisseaux deviennent ainsi médullaires. Au-dessus du nœud, le liber du cercle normal caulinaire passe dans la moelle de la tige, l'arc ligneux est ouvert en ce point et le liber seul forme un cercle continu.

A la base du pétiole, un certain nombre des méristèles latérales de la feuille prennent place directement dans le *cercle libéroligneux normal* (cycle) de la tige.

Le seul caractère un peu spécial de cette tige est le grand nombre de faisceaux périmédullaires, dû à l'indépendance de ces faisceaux entre eux ; tous ceux qui entrent dans la moelle au même nœud restent isolés les uns des autres.

Les vaisseaux médullaires disparaissent sur chaque faisceau de haut en bas.

### *Campanula alliariæfolia* Willd.

Je n'ai étudié qu'un petit échantillon, une tige robuste aurait d'autres caractères.

La large moelle de la partie souterraine n'offre aucun faisceau, la première feuille placée au-dessus du sol n'envoie aucun fascicule dans la moelle, de même pour la seconde. Mais, cette dernière, en se plaçant dans la tige, repousse dans la moelle deux petits fascicules du liber normal de la tige, leur parcours médullaire est presque nul, ils ne font que se replier vers la moelle. Mais dans le troisième entrenœud, on trouve un cercle de faisceaux libériens médul-

laires, se terminant tous, en pointe aveugle, au niveau de la base de cet entre-nœud.

La feuille a des nervures formées d'un arc libéroligneux dont le liber remonte très haut sur les côtés. Dans le pétiole, on a deux gros faisceaux libériens placés à la face interne des extrémités d'un *arc libéroligneux normal* formant un cercle presque complet.

## *Campanula lamiifolia* Bieb.

La tige a été étudiée par Weiss. J'ai étudié en outre la course des faisceaux dans la feuille et dans les organes floraux.

Le liber médullaire du pétiole et du limbe est très développé, le plus souvent accompagné de bois ; malgé cela, il provient toujours de faisceaux normalement placés dans les petites nervures du limbe.

Il y a de très grandes différences dans l'aspect général des faisceaux en coupe transversale, suivant que l'on prend une feuille radicale, une feuille caulinaire ou une bractée florale. Une petite feuille sessile a la même structure que la partie supérieure d'une grande feuille pétiolée.

Dans la feuille, les grosses nervures : médiane, de deuxième et de troisième ordre, ont encore, à trois centimètres de leurs terminaisons, du liber sur les deux faces du bois.

En coupant deux nervures près des bords du limbe, on trouve qu'elles sont constituées chacune par un arc libéroligneux normal qui, grossi par l'adjonction de nervures plus petites, prend ensuite la forme d'un cercle dont la partie antérieure peut n'être formée que de liber.

Le bois tend aussi à former un cercle et le liber de la face antérieure pénètre peu à peu dans la gouttière formée par l'arc libéroligneux.

Ces deux nervures s'unissant par leurs faces latérales, il en résulte qu'une partie de leur liber et de leur bois, normalement placée jusqu'alors, passe à la face antérieure de l'arc

normal total. Plus les nervures grossissent par adjonction latérale de nouveaux faisceaux, plus les tissus criblés et vasculaires de la face antérieure augmentent, et ils se placent bientôt dans la moelle même de le nervure, mais sans ordre.

A la base du limbe, le pétiole d'une feuille radicale, par exemple, montre, *dans* un anneau libéroligneux légèrement aplati d'avant en arrière, une bande libéroligneuse, à orientation directe, placée contre la partie antérieure. Trois ou quatre petits fascicules libériens sont placés sous cette bande médullaire.

En descendant le long du pétiole, on voit ces faisceaux absolument médullaires se rapprocher de l'arc libéroligneux normal. On passe ainsi peu à peu à une disposition différente, non par disparition progressive des faisceaux, mais par leurs changements de place et d'orientation. Les faisceaux médullaires diminuent cependant de volume de haut en bas. Vers la base du pétiole, le cordon libéroligneux a la forme d'une gouttière dont les bords s'avancent horizontalement à la rencontre l'un de l'autre, et se recourbent ensuite en dedans. Le liber peut se recourber plus loin que le bois, il n'y a rien de fixe en cela.

Les feuilles sessiles de la tige n'ont souvent à leur base que trois bandes libéroligneuses, placées les unes à côté des autres, peu arquées, et ayant chacune une ligne continue de liber antérieur.

A *la base du pétiole*, les faisceaux médullaires ont entièrement repris une place normale. Si quelques fascicules sont encore en dedans des extrémités de l'arc ligneux, ils se placent normalement, à l'endroit où l'arc foliaire se soude au *cercle libéroligneux normal* (cycle) de la tige.

Toutefois, l'arc foliaire peut arriver près de la tige en étant encore très recourbé ; alors, ses extrémités, après s'être accolées sur un petit espace au liber normal de la tige, passent dans la moelle de cette dernière.

Parfois, assez souvent même, le liber anormalement placé

est plus nettement médullaire dans les nervures du limbe que dans le pétiole ou la nervure médiane.

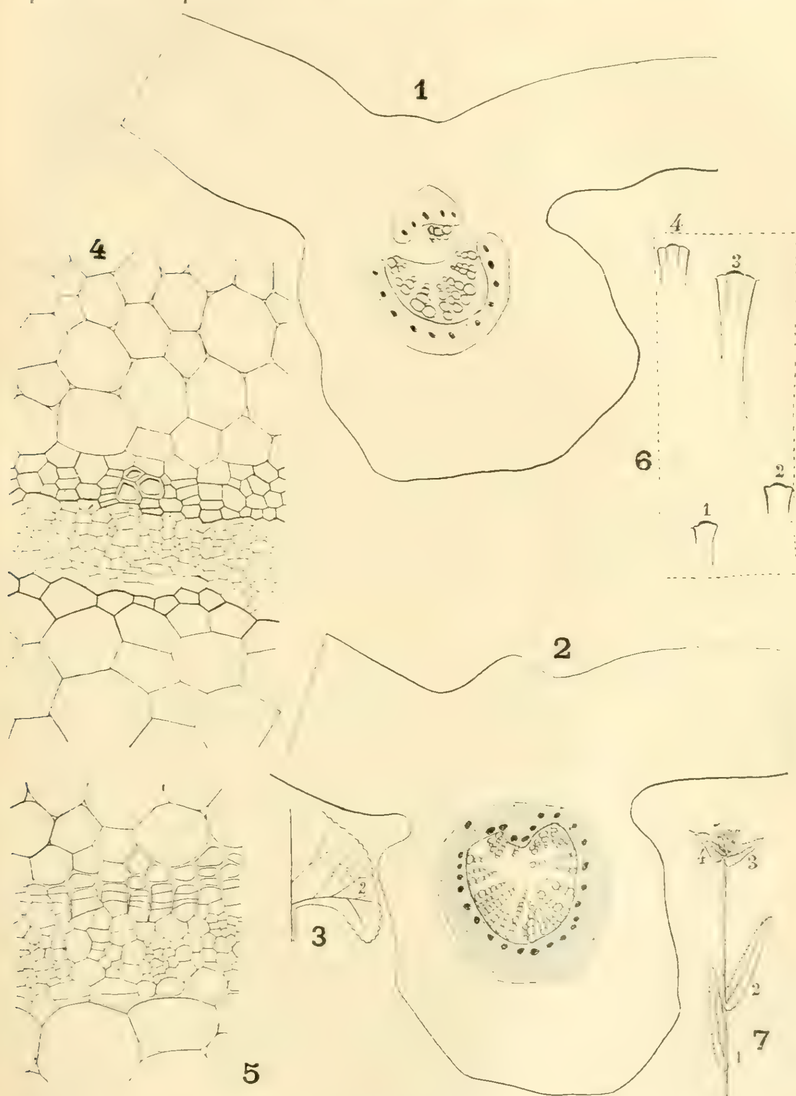



Fig. X

1. Nervure médiane d'une feuille radicale de *C. lamiifolia* L. à deux centimètres du sommet du limbe. — 2. Nervure de la même feuille au point marqué 2 sur la figure 3. — 4 et 5. Cercle libérien médullaire de *C. lamiifolia* L, montrant la formation du bois sur sa face externe. — 6. Disposition des faisceaux médullaires dans le rameau fleuri de la figure 7, *Campanula glomerata* L.

*En résumé*, il y a une très grande variation dans la disposition des faisceaux antérieurs et médullaires du limbe et du pétiole. Ils sont très développés, et même ils le sont plus que dans toutes les autres Campanulacées, y compris celles dont la tige offre un système libéroligneux médullaire plus complexe (*C. pyramidalis*, *Phyteuma limonifolium*). Ils sont toujours un trajet partiel de faisceaux normalement placés à leurs extrémités.

Depuis les feuilles radicales jusqu'aux pièces florales, il y a une diminution graduelle du système médullaire ou antérieur au bois, diminution parallèle à celle de la grandeur des feuilles.

*Tige*. — Le système médullaire est très développé, avec tendance à former un anneau continu pourvu de bois sur sa face externe.

On observe de grandes différences, dans l'aspect définitif qu'offrent les faisceaux médullaires, suivant la vigueur de l'échantillon choisi, et dans les diverses parties d'un même échantillon.

Dans la partie inférieure des tiges, même des plus robustes, le liber médullaire fait défaut, alors que dans les feuilles insérées à ce niveau, il y a des faisceaux isolés dans un cercle libéroligneux continu.

Les faisceaux médullaires qui existent dans la tige, au-dessus de ce point, diminuent de volume de haut en bas, et se terminent en pointe aveugle très près du niveau où la tige sort de terre.

Ces terminaisons sont au nombre de cinq ou en cinq groupes, placés en cinq points correspondant aux espaces qui séparent les cinq traces foliaires les plus proches, à ce niveau, de leur point de sortie. Les feuilles étant toujours en une divergence de la série $\frac{2}{5}, \frac{2}{8}, \frac{5}{13}$.

Le nombre des entre-nœuds inférieurs dépourvus des faisceaux médullaires est variable. En voici peut-être la raison : les feuilles radicales étant souvent en très grand

nombre, les entre-nœuds infiniment courts qui les séparent peuvent subir un accroissement intercalaire en longueur, par suite d'un simple enfouissement accidentel.

Dans chaque nœud de la région moyenne de la tige, au point de départ de l'arc foliaire, le liber normal et le liber médullaire de la tige forment avec les bords libériens de l'arc foliaire une zone continue. De même, au départ du rameau axillaire, les libers forment une bande continue. De sorte qu'en ces deux régions, il est presque impossible de suivre le trajet des faisceaux. Néanmoins, on constate que c'est le liber de la feuille, le liber normal de la tige, et parfois celui du rameau qui constituent une partie des faisceaux médullaires de la tige à ce niveau.

A mesure que l'on s'élève dans la tige-axe, les faisceaux médullaires restent de plus en plus séparés les uns des autres, ils ne sont plus constitués que par du liber. Leurs relations avec les faisceaux des feuilles et avec les faisceaux normaux de la tige et du rameau sont plus nettes et rappellent davantage ce que nous avons vu dans le *Campanula rapunculoides*.

Les rameaux latéraux à la tige principale ont un système médullaire moins développé. En grand nombre, ils se sont montrés totalement dépourvus de liber interne dans l'entrenœud inférieur. Dans celui au-dessus, les faisceaux libéroligneux médullaires, partis du cercle normal, se terminaient en pointe aveugle, vers le bas de cet avant-dernier entrenœud inférieur.

**Fleurs et pédicelles.** — Le liber interne des pédicelles floraux provient des feuilles carpellaires, comme celui de la tige vient des feuilles. Les pédicelles appartenant à l'inflorescence de la tige principale, et ceux des fleurs terminant les grappes latérales, ont du liber médullaire ; par contre, ceux des fleurs latérales des rameaux secondaires de l'inflorescence ne possèdent pas trace de faisceaux médullaires.

En général, les faisceaux médullaires sont plus développés dans les fleurs terminales que dans les latérales ; et

plus dans les fleurs d'une grappe terminale que dans celles d'une grappe latérale ou d'un rameau latéral.

Les carpelles se comportent comme des feuilles; leurs faces, interne et externe, sont couvertes de poils semblables à ceux des feuilles.

Dans la partie moyenne du carpelle, leurs faisceaux sont formés par un arc ligneux entouré totalement de liber, ce liber antérieur rejoint le liber normal à la base du carpelle, et si en ce point il se forme un faisceau médullaire, c'est ce liber qui le formera. A la base de l'ovaire on peut voir s'unir les *trois* arcs libéroligneux formant les nervures des trois carpelles, et à chacun des points de jonction un faisceau peut s'isoler dans la moelle (fig. XI, n° 2). Ces faisceaux, formés par les extrémités des arcs carpellaires, se terminent parfois dans la moelle du pédicelle, d'autres fois ils se prolongent directement dans la moelle de l'axe.

L'axe qui porte les placentas peut aussi, dans les fleurs terminales, contenir des faisceaux libériens médullaires, alors que dans les fleurs latérales il n'en montre point.

Donc, dans le *Campanula lamiifolia* L., les faisceaux médullaires de la feuille sont la continuation de faisceaux normalement placés, qui prennent une situation anormale, à la jonction des nervures. Ceux de la tige sont la continuation de faisceaux foliaires et de faisceaux normaux de la tige et des rameaux. Ceux de la tige qui passent dans la moelle au nœud sont les parties médianes de traces foliaires.

## *Campanula glomerata* L.

La tige offre des faisceaux médullaires avec tissu ligneux vasculaire abondant à la face externe et offrant des vaisseaux spiralés.

Ces faisceaux sont parfois réunis en un cercle continu par leur liber, tandis que le bois se trouve placé en plusieurs îlots. Ces îlots devraient être au nombre de dix,

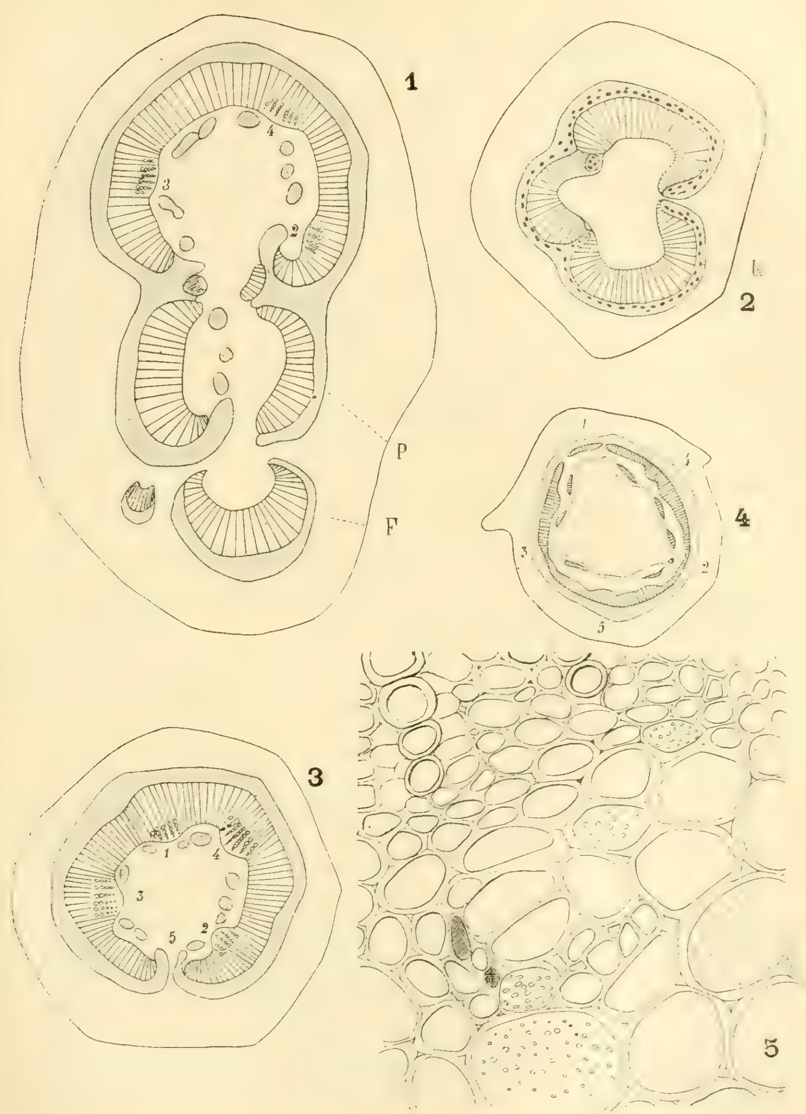



Fig. XI

1. Inflorescence de *Campanula lamiifolia* L. Coupe transversale, au niveau de l'insertion de la cinquième feuille au-dessous du sommet. — 2. Pédoncule d'une fleur, à 3 millimètres au-dessous de l'ovaire. — 3. Coupe au-dessus du niveau de la figure 1. — 4. Coupe transversale de la tige du *Campanula glomerata*. — 5. Terminaison inférieure, contre la face interne du bois et parmi des cellules ponctuées, d'un faisceau périmédullaire de *Campanula rapunculoides* L.

situés deux par deux en face des portions les plus épaisses du cercle périphérique libéroligneux ; mais la soudure de plusieurs d'entre eux réduit leur nombre à neuf, huit ou même moins (fig. XI, n° 4). D'autres fois, les faisceaux médullaires sont isolés et occupent les mêmes places que les groupes ligneux précédents. Du reste, la disposition varie dans le même entre-nœud et d'un entre-nœud à l'autre.

On ne peut songer à décrire les différentes dispositions rencontrées, il suffit de dire qu'elles dérivent toutes du mode de parcours des faisceaux, qui à chaque nœud passent dans la moelle, de chaque côté de la trace du rameau et de la feuille. Ces faisceaux s'unissent plus ou moins rapidement à ceux déjà placés dans la moelle de l'entre-nœud au-dessus.

La description détaillée de la tige de *Campanula pyramidalis*, donnée par Weiss, ressemble beaucoup à tout ce que l'on observe dans celle de *Campanula glomerata*, sauf que je n'ai pas rencontré, chez le *C. glomerata*, du bois à la face interne des faisceaux médullaires. Mais, il n'est pas impossible que des échantillons très robustes en présentent.

Certaines coupes ont montré, sur la face interne du liber médullaire, une assise de cellules dont les parois latérales avaient des plissements subérifiés, comme un endoderme. Endoderme interne qui correspond à la partie antérieure du cercle endodermique des méristèles. La tige en question offre donc deux cercles de faisceaux dont le bois et le liber sont placés inversement l'un par rapport à l'autre. La présence de l'endoderme interne marquerait peut-être une tendance à la polystélie (ou un vestige de structure polystélique).

Dans la partie supérieure d'une petite tige, rejet de la base d'une autre plus développée, les faisceaux libériens suite du liber normal descendent dans la moelle et s'y terminent en pointe aveugle, comme dans le *Campanula rapunculoides* (fig. X, n^os^ 5 et 6).

Sous le petit corymbe terminal formé de quatre fleurs, et ayant deux grandes feuilles ou bractées à la base, on trouve quatre faisceaux médullaires au-dessous de chaque bractée. Ils sont en relation directe avec le liber normal soit à l'insertion de l'arc foliaire, soit à l'insertion du pédicelle. Les deux latéraux à la trace du pédicelle sont plus volumineux et s'étendent plus bas que les deux latéraux à la trace bractéale.

A l'insertion des deux feuilles placées au-dessous, il n'existe des faisceaux médullaires que de chaque côté de la trace gemmaire axillaire. Il n'y a donc dans les entre-nœuds, que des faisceaux se terminant comme ceux ci-dessus.

La présence de quatre faisceaux médullaires, dans les deux entre-nœuds plus élevés, doit tenir au plus grand développement des feuilles bractéales formant involucre.

*Feuille.* — Le liber anormalement placé est moins abondant que chez le *C. lamiifolia*. Les feuilles examinées étaient, il est vrai, relativement petites.

Mais, comme toujours, les faisceaux médullaires et antérieurs font suite au liber normal.

Dans une *feuille radicale*, le limbe mesurait 5 centimètres de long.

A 20 millimètres du sommet, la nervure médiane est formée d'un arc libéroligneux dont le liber s'avance sur les côtés du bois. Plus bas, les bords de l'arc libérien sont *pour ainsi dire* rejetés à la face antérieure par les nervures qui s'accolent, à droite et à gauche, à la nervure médiane. Après un certain parcours, ces deux faisceaux antérieurs disparaissent sans rejoindre le liber normal, à moins de 30 millimètres du sommet. Plus bas, les bords de l'arc libérien recommencent à faire saillie latéralement, et forment de nouveaux faisceaux antérieurs qui continuent leur parcours jusqu'à la base du pétiole. Tous les faisceaux libériens médullaires du pétiole ont cette origine.

Le pétiole de la même feuille montre, près de la base, un arc dont les extrémités libériennes dépassent le bois et sont recourbées en dedans. En plus, il y a des petits fascicules libériens, entre les deux extrémités ligneuses.

En aucun point du pétiole, l'arc libéroligneux ne forme un cercle fermé au-dessus du liber médullaire. Près du limbe, cet arc s'étale et les ilots libériens forment une bande libérienne antérieure continue. Le pétiole montre en outre deux petits faisceaux latéraux à structure normale.

Les feuilles caulinaires sont souvent sessiles. Sur une grande longueur, leur nervure médiane offre des faisceaux libériens antérieurs. Presque tous prennent part successivement à la constitution des nervures plus petites à structure

normale. Cependant *la partie la plus médiane du liber antérieur diminue de bas en haut et se perd sans prendre place normale*. C'est là un cas exceptionnel, qui n'empêche pas de conclure que presque tous les faisceaux antérieurs sont des trajets anormalement placés de faisceaux normaux

L'arc foliaire est normal, à la base des feuilles sessiles, il se courbe en s'élevant dans le limbe. Les extrémités libériennes dépassent l'arc ligneux et forment une bande plane continue, à la face antérieure du bois. Plus haut, cet arc diminue de volume, par suite du départ de ses bords dans les nervures latérales.

### *Campanula pyramidalis* L.

C'est l'espèce que Weiss a décrite avec le plus de détails. Cet auteur a vu la disposition des faisceaux à la base du pétiole et *suppose* que, comme chez le *C. latifolia*, les faisceaux libériens antérieurs sont les faisceaux les plus latéraux de la trace foliaire, qui, depuis la base du limbe, se courbent peu à peu dans l'intérieur.

*Feuille*. — La disposition et la course des faisceaux ressemblent beaucoup à ce que nous avons vu chez le *C. glomerata*.

La nervure médiane est normale vers son extrémité. Pour une feuille dont le limbe a 12 centimètres de long, elle est normale à 2 centim., 5. Les fascicules libériens qui se forment plus bas, par un parcours et des dispositions que j'ai déjà souvent décrits, disparaissent peu à peu de haut en bas. D'autres se forment plus bas. Sur une des fortes nervures latérales du limbe, c'est seulement à 4 centimètres des bords de ce limbe, qu'un petit fascicule libérien passe à la face antérieure.

Outre le faisceau formant nervure médiane, les feuilles du *C. pyramidalis* possèdent des faisceaux latéraux formant des nervures complètement séparées de la médiane, ils pénètrent isolément dans la tige. Ce sont des méristèles latérales.

A la base du limbe, tous les faisceaux ont du liber sur les deux faces, et le liber antérieur du médian est disposé en deux bandes horizontales superposées. Il y a des vaisseaux à la face interne de la bande libérienne la plus antérieure. Ce bois antérieur provient des tissus qui constituent plus

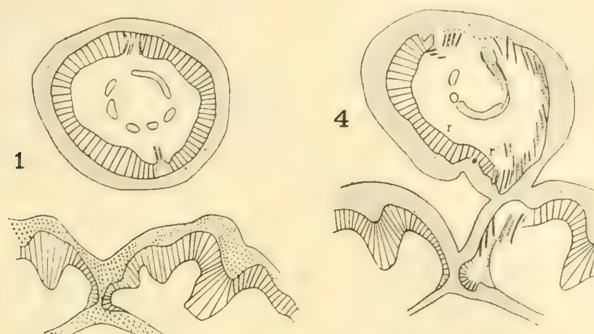



Fig. XII (*à suivre*)

Série basipète de coupes transversales dans un nœud de la tige du *Campanula pyramidalis*.

*Remarques.* — Les numéros correspondent aux coupes, quelques-unes n'ont pas été dessinées, on s'en rendra compte par les numéros manquants.

Ces figures ont été dessinées à la chambre claire, mais il a été impossible de rendre exactement : ni l'obliquité sous laquelle certains faisceaux étaient sectionnés, ni le nombre des vaisseaux spiralés vus en long ou en oblique.

Tous les faisceaux ne sont pas numérotés. J'ai simplement indiqué deux faits :

1° Les parties *r* et *r'* de la trace du rameau qui passent dans la moelle, en poussant devant elles une partie du bois et du liber du cercle normal.

2° Les faisceaux 1 et 2 qui, des bords de la trace foliaire, passent dans la moelle. On percevra mieux ce changement en suivant les coupes de bas en haut de 36 à 17.

haut un des bords libéroligneux de l'arc médian. Il devient antérieur lorsqu'une forte nervure latérale se joint à la médiane.

Les feuilles radicales montrent dans leur long pétiole demi-cylindrique, un arc libéroligneux dont les deux extrémités sont reliées par une ligne de fascicules libériens accompagnés çà et là de vaisseaux ligneux. Les grosses nervures latérales du pétiole sont formées d'un arc ligneux, totalement entouré de liber. Toutes sont des méristèles entourées d'un endoderme plissé.

L'étude détaillée des feuilles caulinaires montre une dis-

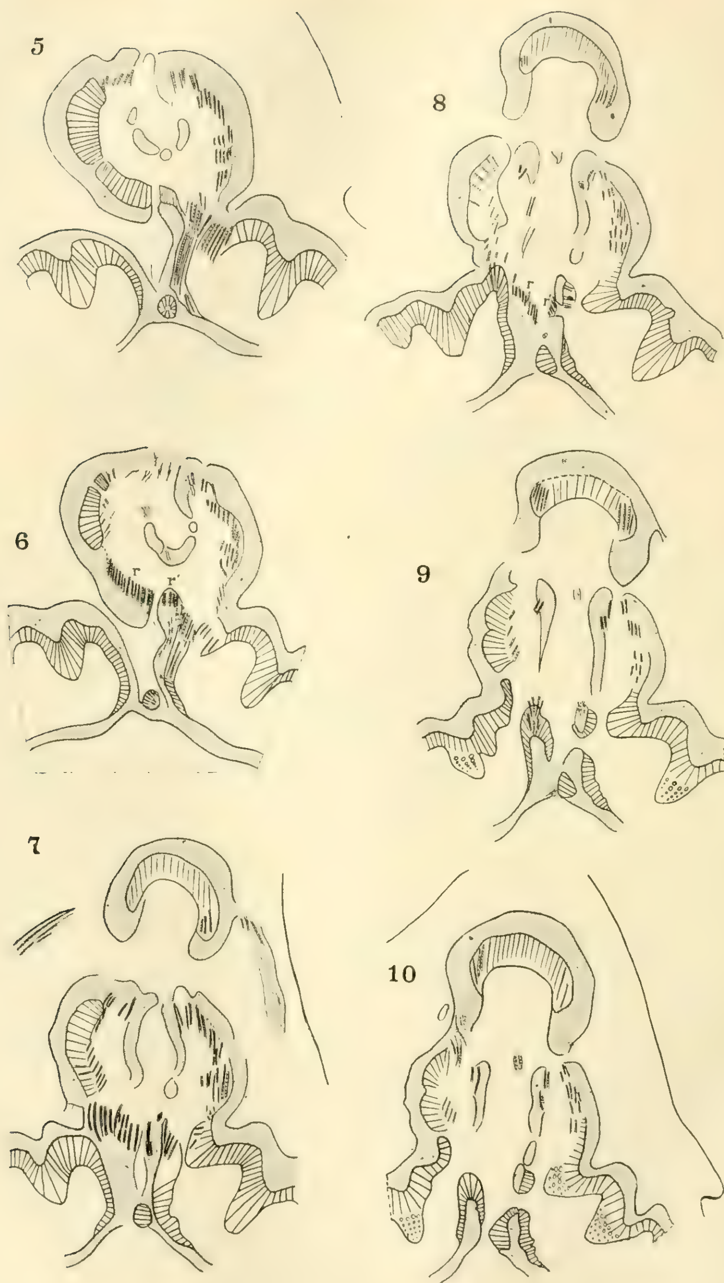



Fig. XII (*suite, à suivre*)

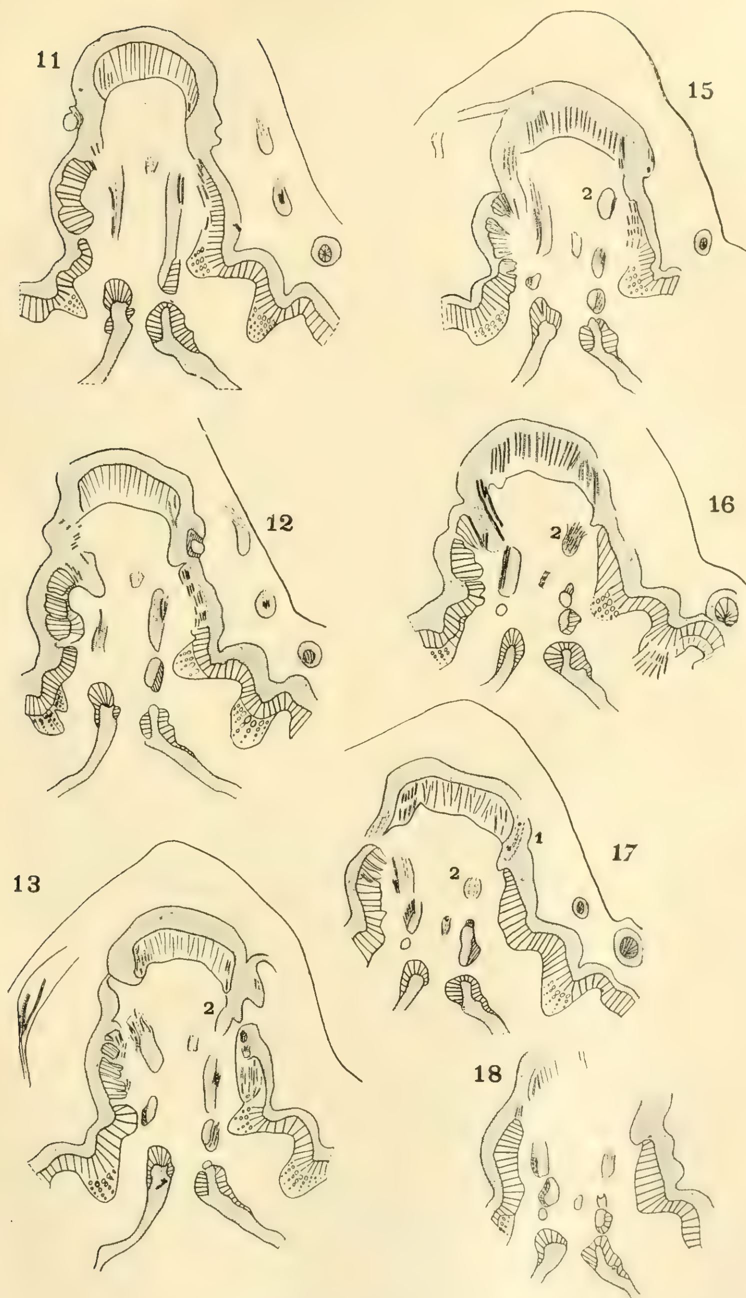



Fig. XII (*suite, à suivre*)

position des faisceaux, soit antérieurs, soit médullaires, identique à celle trouvée dans les feuilles radicales.

En résumé, le liber anormalement placé des feuilles de *C. pyramidalis* est moins développé, moins franchement médullaire que dans le *C. lamiifolia*, et cependant le système médullaire de la tige, au moins en certains points, est plus développé que chez le *C. lamiifolia*. Il n'y a donc pas concordance entre l'importance du liber médullaire de la feuille et celle du système médullaire de la tige.

*Tige*. — La structure si complexe décrite par Weiss ne se trouve que dans la partie la plus inférieure des échantillons les plus robustes (tige de $1^m,50$ de haut). Dans le restant de la tige, on ne trouve qu'un cercle libérien médullaire, mince et ondulé, ayant parfois du bois sur sa face extérieure. Sanio et Westermaier n'avaient vu que cette disposition. Le double cambium et le bois de la face interne du liber médullaire n'existaient pas dans leurs coupes, et il en fut longtemps de même pour tous les échantillons que j'examinai.

La trace principale de chaque feuille descend verticalement dans le cercle normal de la tige et, après un parcours de *n* entre-nœuds, elle se trouve au-dessus d'une trouée foliaire.

Sa partie médiane se divise alors radialement en deux, et passe dans la moelle en se retournant de 180° sur elle-même (fig. XIV, n° 3), tandis que ses parties latérales restent dans le cercle normal de la tige et ont encore un parcours plus ou moins long, en formant des sympodes avec leurs semblables venant d'autres feuilles.

Les deux faisceaux médullaires, formés par la partie médiane des traces foliaires, sont placés à droite et à gauche de la nouvelle trace foliaire qui a pris leur place dans le cercle normal. Ils se soudent entre eux, puis se séparent de nouveau et s'unissent plus ou moins rapidement aux faisceaux médullaires venant d'autres feuilles. La réunion de ces faisceaux constitue des sympodes médullaires, superposés à ceux du cercle normal.

Il y a donc deux cercles libéroligneux concentriques dont

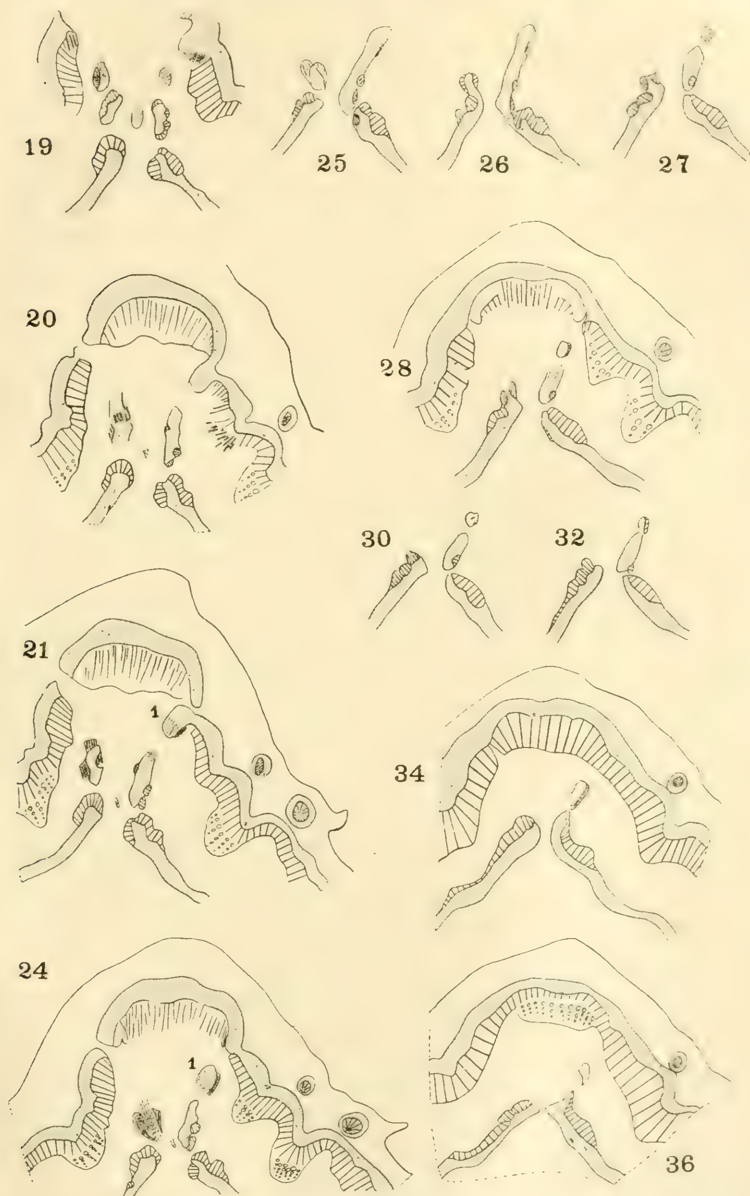



Fig. XII (*fin*)

l'interne est à orientation inverse. Tant que la tige est très

jeune et non ramifiée, tous les faisceaux qui les forment sont des faisceaux foliaires isolés, ou accolés en sympodes par juxtaposition latérale.

Dans la tige ramifiée ou plus âgée, les faisceaux des rameaux axillaires forment deux demi-cercles qui se placent latéralement à la trace foliaire médiane, ils prennent part à la formation des sympodes normaux de la tige.

En outre, la série des figures (fig. XII) montre qu'une partie des faisceaux normaux du rameau passent dans la moelle de la tige-axe, exemple : *r* et *r'*.

Une partie des faisceaux antérieurs de la feuille passent directement dans la moelle de la tige, au nœud même d'insertion, ainsi que des parties libéroligneuses formant les côtés de la trace foliaire médiane.

Mais, à l'insertion de la feuille, tous les faisceaux latéraux ne se sont pas encore réunis à la méristèle médiane. Les plus latéraux pénètrent isolément dans l'écorce; ils forment, sur un certain parcours, des faisceaux corticaux concentriques ou doublement concentriques à liber extérieur. Ils diminuent de volume de haut en bas, ils peuvent disparaître en pointe aveugle dans l'écorce, ou prendre place dans le cercle périphérique. En ces points, certains faisceaux du cercle normal passent dans la moelle, mais je n'ai pu les définir à cause de la complexité de la structure générale.

Lorsqu'il y a du bois à la face interne du cercle médullaire, il est formé par la suite de faisceaux ligneux placés, à un niveau plus élevé, à la face externe, et provenant par conséquent du cercle normal.

A chaque nœud, le système médullaire reçoit de haut en bas :

1° Les deux faisceaux formés par la partie médiane de la trace foliaire principale entrée dans la tige *n* entre-nœuds plus haut, *n* égale le plus souvent 8 ou 13 ;

2° Les faisceaux médullaires du rameau ;

3° Les extrémités des deux traces gemmaires ou raméales. Aux points où le cercle normal du rameau se coupe en deux

arcs, les deux extrémités de ces deux arcs prennent une part plus ou moins grande à la formation des faisceaux médullaires. Exemple $r$ et $r'$ (fig. XII : 8 et 6) ;

4° Le liber antérieur de la feuille insérée à ce nœud, avec une partie des côtés de la trace médiane de cette feuille. Ces derniers faisceaux sont formés par une partie du liber antérieur, qui avait repris place normale à la base du pétiole, et par des nervures latérales qui s'étaient unies très bas à la médiane.

Les sympodes médullaires ne sont séparés les uns des autres sur un long trajet que dans la région, de la tige, où les feuilles sont très rapprochées. On observe alors (fig. XIII : 1) de trois à cinq gros faisceaux périmédullaires, placés en face des parties du cercle normal séparant entre elles les plus grosses traces foliaires de ce cercle. En outre, des faisceaux périmédullaires moins volumineux sont placés en face de ces trois, quatre ou cinq traces foliaires.

La description donnée par Weiss n'est pas d'une exactitude rigoureuse : elle est schématisée avec l'idée que les feuilles sont en divergence 2/5.

La soudure de deux faisceaux médullaires dépend de leur grosseur et de la distance qui les sépare. Ils s'accolent latéralement l'un à l'autre. On peut suivre une trace foliaire médiane dans son parcours de haut en bas, en rapportant à une même trace l'aspect des faisceaux 1, 2, 3... 13... de la figure XIII : 1.

*Liber et bois médullaires.* — Dans la région supérieure de la tige et dans les rameaux latéraux, les *faisceaux médullaires*, isolés ou réunis parfois en un cercle continu, sont uniquement libériens. Dans le haut de la tige-axe, on voit un cylindre médullaire de tissu criblé et de lacticifères, entouré par le cylindre libéroligneux normal, et percé comme lui de *trouées foliaires*.

Plus bas, on y rencontre du tissu lignifié, puis du bois dont les vaisseaux sont très nets, au moins aux points où ces faisceaux entrent dans la moelle. Le tissu ligneux et

vasculaire diminue d'importance à mesure que le faisceau considéré descend dans l'entre-nœud inférieur et il finit par disparaître. Le plus souvent, il n'existe que sur la face externe des faisceaux médullaires ; mais dans les parties les plus inférieures de certaines tiges, il y a du bois sur les deux faces de ces faisceaux (faisceaux *sympodiques* médullaires).

Si, pour un faisceau considéré seul, ces tissus ligneux vasculaires diminuent toujours de haut en bas, c'est l'inverse pour l'ensemble de tous les faisceaux de la tige. En d'autres termes, un faisceau passant dans la moelle a d'autant plus de bois qu'il y rentre plus près de la base de la tige.

Le bois médullaire se forme aux dépens d'un cambium. Dans les régions où le bois n'existe que sur la face externe de l'anneau médullaire, ce cambium apparaît presque en même temps que le liber, le bois en est issu entièrement.

A un niveau plus inférieur, les faisceaux médullaires sont concentriques avec liber au milieu et cambium libéroligneux sur le pourtour. Ces faisceaux sont étirés tangentiellement et aplatis, de façon que les deux arcs libériens se touchent. Ils ont encore une face externe et une face interne.

Plus bas encore, ils sont plus nettement doublement concentriques, ils sont presque circulaires ; leur bois est toujours très développé, mais il y a du *bois primaire avec vaisseaux spiralés*. Enfin, le bois de la face interne n'a plus de vaisseaux : il n'est formé que de sclérenchyme.

*Les faisceaux médullaires qui se prolongent dans la racine* sont très souvent exclusivement libériens. Ils finissent par disparaître, après diminution, dans le bois de la racine, sans relations nouvelles avec le système périphérique.

*Curieuse disposition du système médullaire à un certain niveau de la tige.* — La moelle des plus minces tiges ne montre que de petits faisceaux libériens isolés. D'autres montrent un cercle libérien continu et ondulé, ayant parfois du bois sur la face externe : aux points où les faisceaux passent dans le cercle normal de la tige ou des rameaux. Dans la moelle des régions plus épaisses de la tige, on a un

cercle de faisceaux concentriques en nombre très variable.

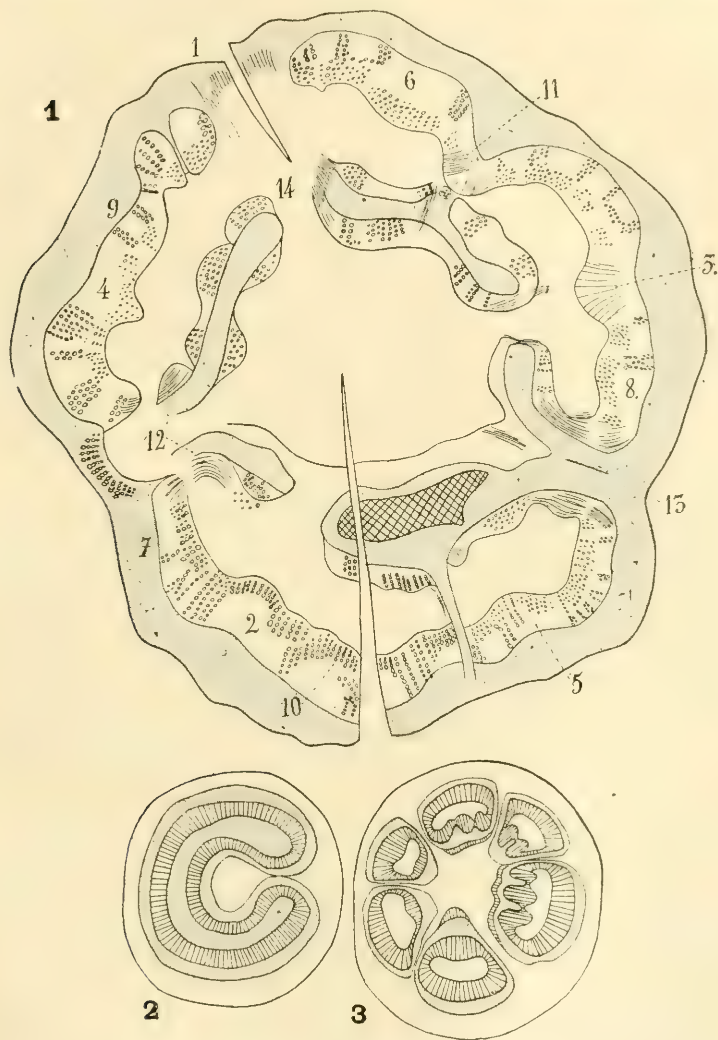



Fig. XIII

1. Souche de *Campanula pyramidalis* L, au niveau des feuilles radicales, les faisceaux sont numérotés d'après le nombre d'entre-nœuds qu'ils ont parcourus. La numération étant faite à peu près, car les entre-nœuds sont extrêmement courts, elle correspond exactement avec les lignes verticales d'insertions foliaires (chambre claire). — 2. Coupe transversale de la tige du *C. pyramidalis*, audessus d'une insertion foliaire. — 3. Curieuse structure sub-polystélique de la base d'une tige de *Campanula pyramidalis* L.

On rencontre une curieuse structure (fig. XIII : 3) au niveau d'insertion de toutes les feuilles radicales. Les deux systèmes : périphérique et médullaire, forment en coupe transversale, dans leur ensemble, un cercle de quatre à cinq gros systèmes concentriques avec liber autour d'un cercle interne de bois. L'explication en est immédiatement visible.

Si on considère un nœud plus élevé de la tige, au niveau où une partie du cercle normal passe dans la moelle, tout le système conducteur de la tige a la forme d'un faisceau doublement concentrique aplati et replié en un cercle presque fermé (fig. XIII : 2). Si les nœuds sont très rapprochés, il y aura sur une coupe transversale plusieurs communications du cercle médullaire avec le cercle normal ; on aura la structure décrite ci-dessus.

Les feuilles insérées l'une au-dessus de l'autre sont même si rapprochées, que les deux systèmes (médullaire et périphérique) n'ont pas toujours l'espace voulu pour acquérir leur indépendance réciproque et, sur un certain trajet longitudinal, le *système conducteur* de la tige forme ainsi des faisceaux concentriques. Weiss n'avait pas signalé cela.

M. Perrot [**74**] a décrit en coupe transversale, dans la souche de *Swertia perennis*, une disposition presque semblable à la figure XIII : 3.

Enfin, sous la région feuillée, les faisceaux médullaires, ne recevant plus l'apport de nouveaux faisceaux devenant médullaires, diminuent de grosseur et se terminent, en pointes aveugles, dans la moelle de la souche ou dans le bois de la racine.

*Quel est le nombre d'entre-nœuds que les faisceaux foliaires médians parcourent en place normale, avant de devenir médullaires en partie ?*

Weiss parle si souvent, dans ses descriptions, des cinq dernières traces foliaires entrées dans la moelle ou dans le cercle périphérique et des cinq couples ou sympodes de faisceaux médullaires, que l'on croirait qu'il admet que les

feuilles sont en divergence 2/5. L'examen extérieur de la tige, la structure et le contour souvent pentagonal du système médullaire et du cercle périphérique semblent corroborer cette opinion.

Une observation superficielle peut donc faire croire que les faisceaux parcourent cinq entre-nœuds avant de passer dans la moelle, étant donné qu'au-dessus de chaque trouée foliaire les faisceaux normaux deviennent médullaires.

La divergence foliaire chez les **Campanulacées** est toujours supérieure à $\frac{2}{5}$, et appartient à la série $\frac{1}{3}$; $\frac{2}{5}$; $\frac{3}{8}$; $\frac{5}{13}$; $\frac{8}{21}$; $\frac{13}{34}$.

Les angles de divergence de cette série sont : 120°, 144°, 135°, 138°27′, 137°8′, 137°38′; ils sont assez voisins, surtout les derniers, pour que leur différence ne soit pas appréciable à la vue, surtout que la tige n'est pas un cylindre parfait. Sur une tige d'un centimètre de diamètre, le cycle étant $\frac{13}{24}$, l'éloignement entre la ligne d'insertion de la vingt-unième feuille et celle de la trente-quatrième ne serait que de $0^{mm},92$.

L'anatomie donne un résultat plus certain, mais une méthode rigoureuse exige un très long travail, dont la difficulté est augmentée, ici, par l'accolement latéral de tous les faisceaux en un cercle.

En général, chez les **Campanulacées** la spire foliaire est sénestre sur l'axe principal et dextre sur les ramifications, même sur celles insérées au collet.

J'ai suivi les faisceaux foliaires médians du *C. pyramidalis :* soit à l'aide de coupes transversales (et on facilite cette observation, en faisant absorber une solution de vert d'iode à un pétiole tenant encore à la tige), soit par l'examen de tiges décortiquées jusqu'au bois sur lesquelles on voit le parcours rectiligne des faisceaux.

Le faisceau foliaire médian est en place normale sur une longueur de treize ou de vingt et un entre-nœuds, suivant la vigueur de l'échantillon. Et, avec cette dernière, augmente

la complexité des cycles foliaires qui égalent $\frac{5}{13}$, $\frac{8}{21}$, et même $\frac{13}{34}$ à la base de certains échantillons.

Dans un échantillon, un faisceau médian était coloré, par le vert d'iode qu'il avait absorbé, sur neuf entre-nœuds au-dessous de la feuille ; il passait dans la moelle au treizième nœud au-dessous d'elle.

Pour un autre, j'ai construit le schéma du parcours à l'aide des deux

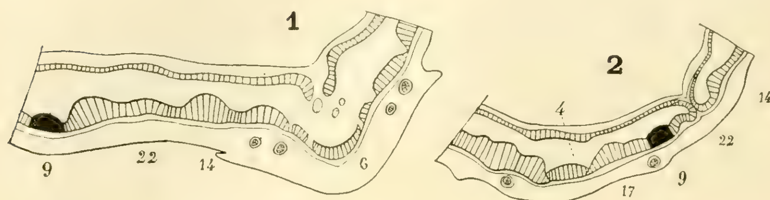



Fig. XIV

1 et 2. Coupes transversales d'une tige de *Campanula pyramidalis* L. : l'une au niveau de l'insertion de la 6e feuille, l'autre au-dessus de l'insertion de la première. Le faisceau 9 est le foliaire médian qui a absorbé le vert d'iode. Le faisceau médian de la feuille 22 devient médullaire.

coupes (fig. XIV : 1 et 2) faites au niveau des feuilles 3 et 1. Le faisceau ayant absorbé le vert d'iode étant le sixième médian. *Il a fallu supposer* que les relations entre les traces foliaires étaient invariables sur une assez grande longueur de la tige. Les faisceaux médians avaient un parcours de vingt et un entre-nœuds dans le cercle normal avant de devenir médullaires. La partie médiane seule devient médullaire.

La disposition $\frac{2}{5}$ n'existe chez aucune des **Campanulacées** étudiées. L'extrémité de l'axe d'un *C. Trachelium* montrait encore la disposition $\frac{3}{8}$. La disposition des systèmes médullaires en trois ou cinq groupes tient à la prépondérance, en un point donné, des tissus en relation avec les trois, quatre ou cinq feuilles placées au-dessus.

*Fleurs et pédoncules de C. pyramidalis.*

Plus fréquemment que chez le *C. lamiifolia*, les pédoncules floraux montrent des groupes de liber médullaire. Sous l'un des ovaires, il y en a jusqu'à huit. Dans les fleurs

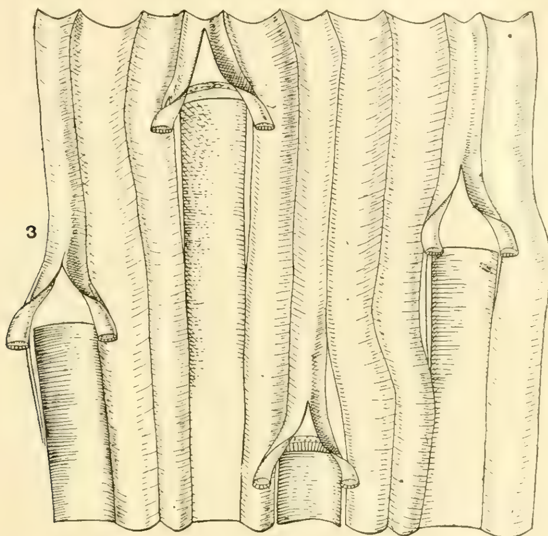



Fig. XIV (*suite*)

3. Schéma montrant la face interne du cylindre libéroligneux normal, et le passage des faisceaux dans la moelle des *Campanula pyramidalis, C. lamifolia,* etc.

latérales, le pédoncule n'en possède parfois que deux, et ils peuvent même manquer ou ne pas se prolonger jusqu'à la base du pédoncule. Ainsi sur seize pédoncules de capsules mûres, trois seulement n'avaient pas de liber médullaire.

A la base de l'ovaire, en remontant, on voit le cercle libéroligneux du pédoncule s'onduler très fortement, les expansions qu'il envoie ainsi dans les trois feuilles carpellaires arrivent à former dix faisceaux *doublement* concentriques.

Dans cette course oblique des vaisseaux et du liber, les

fascicules médullaires sont entraînés en quelque sorte et contribuent à la formation des dix faisceaux concentriques. Les portions du *cercle libéroligneux normal* (cycle) placées en face des cloisons séparant les trois carpelles, restent en place et se soudent l'une à l'autre, pour former le système libéroligneux de l'axe portant les ovules.

On remarquera, que le nombre des faisceaux de la paroi ovarienne est 10, multiple de 5, alors qu'il n'y a que trois loges à l'ovaire infère.

La présence de faisceaux médullaires dans l'axe qui porte les placentas n'est pas constante, une fleur terminale en montre, une latérale n'en a point.

Au niveau de la séparation des sépales, les dix faisceaux concentriques se divisent chacun tangentiellement en deux. Les parties externes constituent les faisceaux des sépales et se ramifient. Les parties internes sont les faisceaux de la corolle et des étamines. Ceux des étamines sont opposés aux faisceaux médians des sépales. Chaque moitié interne des dix faisceaux redevient concentrique, soit à la base des pétales, soit à la base des étamines, puis s'étale plus haut en un arc libéroligneux normal.

A la base de la corolle, en dedans des faisceaux de la corolle et de ceux des étamines, il y a de nombreux laticifères et faisceaux libériens formant un réseau dans les nectaires.

Dans le style, il y a six faisceaux placés en alternance sur deux cercles, les trois internes étant les plus petits; dans tous, le liber entoure totalement un îlot central de bois. Ces faisceaux ont un plus grand nombre de vaisseaux spiralés vers le haut du style que vers sa base. Le liber entoure le bois, tout en étant moins abondant à la face interne.

Le liber interne des pédoncules floraux est formé par le liber normal des faisceaux des parois carpellaires. Souvent, ces faisceaux passent directement du pédoncule dans la moelle de l'axe.

## *Symphyandra pendula* A.DC.

On sait déjà qu'il y existe des faisceaux médullaires dans la tige rampante (52). Une coupe transversale dans le milieu d'un entre-nœud de la tige montre un cercle ininterrompu de liber, pourvu de bois sur les deux faces, et séparé du cercle ligneux normal par plusieurs rangs de cellules franchement médullaires.

*Feuille.* — On remarque dans le pétiole, à cinq millimètres de la tige (fig. XV : 12), un arc libéroligneux à extrémités recourbées et dont le liber seul se replie encore à la face interne des deux branches. Le liber, placé ainsi à la face interne du bois, forme à la base du pétiole trois petits îlots, qui passent dans la moelle de la tige, au point où l'arc libéroligneux foliaire se joint à celui du rameau (fig. XV : 4). D'autres fois, les extrémités libéroligneuses s'isolent de l'arc postérieur et passent dans la moelle (fig. XV : 13). Quelques *vaisseaux spiralés* accompagnent ces faisceaux médullaires dans la tige. Plus bas, ces faisceaux, libériens ou libéroligneux, s'unissent aux autres qui sont entrés dans la moelle à ce nœud ou aux nœuds plus élevés.

*Origine des faisceaux médullaires de la tige.* — Si on suit, vers le limbe foliaire, les faisceaux antérieurs du pétiole devenus médullaires dans la tige, on trouve, comme précédemment, qu'ils forment des nervures à structure normale. Dans le limbe, à deux centimètres au-dessus du pétiole, la nervure médiane n'a plus qu'un îlot libérien placé entre les deux extrémités d'un demi-cercle libéroligneux postérieur.

Les bords de ce cercle ayant formé des nervures latérales, l'îlot antérieur se trouve rapproché des bords, et à son tour il contribue, jusqu'à extinction totale, à former des nervures latérales à structure normale.

Aux deux points où le liber normal et le bois normal du rameau se joignent à ceux de la tige, il se forme une invagination du liber refoulant en apparence le bois vers la moelle.

Plus bas (fig. XV : 4) l'une d'elles, au nœud étudié, forme dans la moelle un faisceau ayant du bois sur ses deux faces,

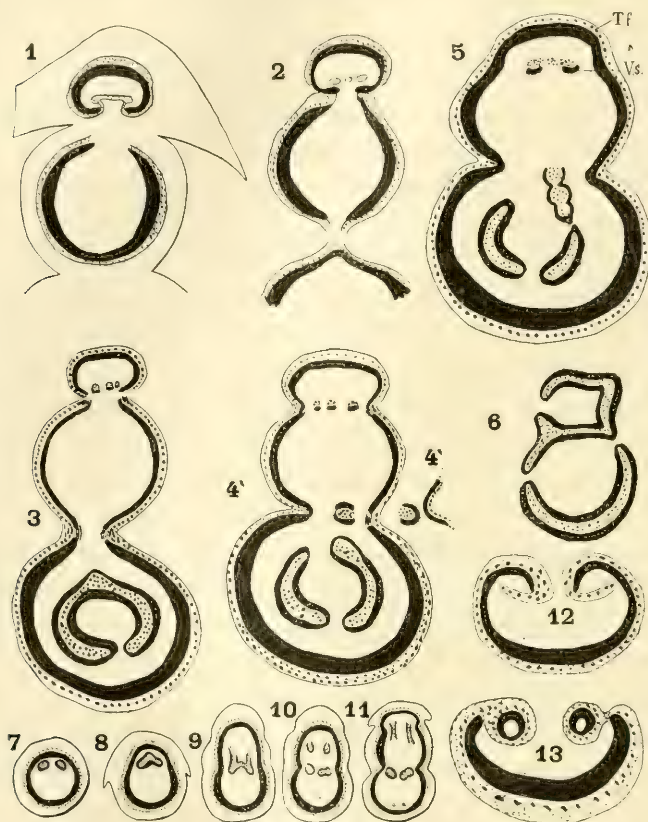



Fig. XV

*Symphyandra pendula* DC. 1, 2, 3, 4, 4' et 5. Coupes transversales à l'insertion d'un rameau et d'une feuille sur la tige. — 6. Système médullaire un peu au-dessous du niveau de la coupe précédente 5. — 7, 8, 9, 10, 11. Coupes transversales à divers niveaux se succédant de bas en haut, vers l'avant-dernier nœud offrant des systèmes libéroligneux médullaires. Dans la coupe 11, on voit, du côté opposé à la feuille, les deux petits fascicules libériens représentant la terminaison du système médullaire de l'entre-nœud placé au-dessus. — 13. Système libéroligneux du pétiole de la feuille insérée au niveau de la section 11. — 12. Système conducteur d'un autre pétiole de la même plante.

tandis que l'autre n'arrive pas à traverser complètement le bois. Ceci n'a rien de général, et dans les entre-nœuds plus inférieurs les deux invaginations libériennes doivent former

deux faisceaux médullaires. A ce niveau (fig. 4) le cercle médullaire de la tige est divisé en deux demi-cercles, le rameau axillaire n'a pas de faisceaux médullaires à sa base.

Plus bas dans le nœud, les trois faisceaux médullaires venant de la feuille et celui qui provient des faisceaux normaux de la tige et de ceux du rameau, forment, avec les deux extrémités les plus proches des fragments de l'anneau médullaire de la tige, un réseau complexe et irrégulier. Ces faisceaux s'unissent et se divisent successivement, en totalité ou en partie, de telle sorte qu'il est impossible de suivre chacun d'eux dans ce réseau. Ils forment, sur un assez long trajet, un deuxième cercle médullaire fragmenté et plus petit, placé (fig. XVI) à côté du cercle médullaire principal, qui lui-même est tantôt continu, tantôt brisé en deux ou trois arcs entourés complètement de bois avec vaisseaux.

Enfin, à un niveau plus inférieur, on ne voit qu'un seul cercle médullaire, interrompu en face de la dernière trace foliaire. Dans sa fente, il y a un petit fascicule isolé, qui plus bas se soude au cercle médullaire, lequel se trouve ainsi totalement fermé.

Si on considère des entre-nœuds de plus en plus près du sommet de la tige, on voit, à un certain niveau, que le cercle médullaire, toujours libéroligneux, reste fragmenté sur toute la longueur des entre-nœuds. On arrive finalement à ne plus trouver que deux faisceaux médullaires, placés en face de la trace foliaire la plus proche de sa sortie, et dans lesquels le bois entoure totalement le liber. Plus haut, dans le même entre-nœud, ces deux faisceaux se réunissent (fig. XV : 7 et 8) puis se séparent de nouveau. De ces deux faisceaux médullaires, se détachent deux faisceaux qui constituent plus haut le liber interne de la feuille et les extrémités de l'arc libéroligneux foliaire (fig. XV : 10, 11, 13).

Les deux faisceaux restants passent en grande partie dans le liber normal de la tige, à droite et à gauche de la trace

raméale. Mais, fait important, une partie des deux faisceaux médullaires reste dans la moelle et forme deux faisceaux allant se perdre peu à peu dans la moelle de l'entre-nœud placé au-dessus. Au nœud même, du côté opposé à la trace foliaire qui vient de sortir de la tige, on aperçoit la terminaison inférieure (fig. XV : 11) de deux petits faisceaux

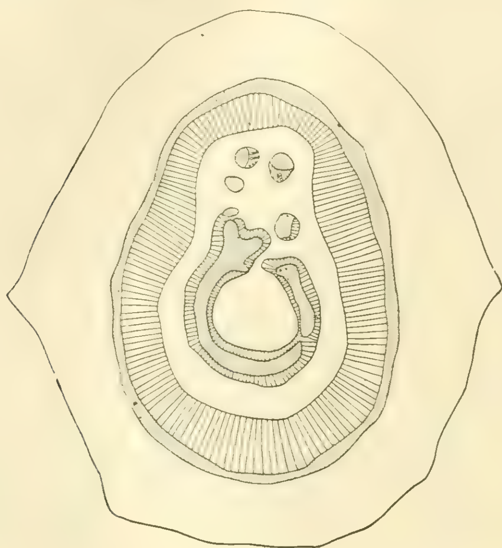


Fig. XVI
Tige de *Symphyandra pendula*, sectionnée au-dessous d'une insertion foliaire.

médullaires, qui grossissent de plus en plus en montant dans l'entre-nœud et se comporteront comme ceux que je viens de décrire.

Les rameaux axillaires complètement développés n'ont pas de faisceaux médullaires dans leur entre-nœud inférieur, même au nœud. Tandis que dans celui au-dessus, ils en possèdent déjà deux, assez courts, qui partent toujours du liber normal, à l'insertion foliaire, et se perdent vers le bas, en pointe aveugle.

*Résumé.* — La répartition et la course des faisceaux médullaires de *Symphyandra pendula* rentrent donc dans le

cadre général des faits signalés dans le genre *Campanula.*

Il faut retenir la présence de *vaisseaux spiralés* en certains points du trajet des faisceaux médullaires. Le passage direct des faisceaux antérieurs du pétiole dans la moelle de la tige.

Pour moi, l'existence de faisceaux médullaires partant du cercle normal libéroligneux à un nœud et allant se perdre : les uns dans l'entre-nœud inférieur, les autres dans l'entre nœud supérieur, est l'*indication* d'une formation à la fois *basipète* et *basifuge*, analogue à celle déjà signalée pour les faisceaux normaux.

Le cercle libéroligneux médullaire est encore ici un sympode de faisceaux normaux venant des feuilles : soit directement, soit après un parcours dans le cercle normal de la tige-axe ou des rameaux.

Lorsque les faisceaux devenus médullaires ne parcourent de haut en bas qu'un ou plusieurs entre-nœuds, ils sont peu nombreux dans chaque entre-nœud, ils restent isolés les uns des autres sur un grand parcours et se terminent en pointe aveugle vers le bas.

### *Phyteuma limonifolium* Sibth. et Sm.

Petersen [**27**] a bien figuré et décrit les anomalies de cette plante ; mais il n'a pas étudié minutieusement les rapports entre les faisceaux normaux et anormaux. Il a remarqué l'extrême diversité d'aspect du système libéroligneux médullaire.

Ce qui frappe de suite, c'est la disproportion entre les formations anormales de la tige et celles des feuilles.

*Feuille.* — Il n'y a, comme anomalie, que du liber antérieur ; la nervure médiane seule en présente. J'ai déjà montré que les faisceaux libériens antérieurs des feuilles proviennent du liber normal se plaçant anormalement à la jonction de deux nervures. Par des séries de coupes dans

les feuilles radicales et caulinaires du *Phyteuma limonifolium*, j'ai constaté que cette disposition, générale pour les **Campanulacées**, se retrouve ici. Elle y est facilement observable.

Par exemple, sur une feuille caulinaire de 15 centimètres de longueur totale, c'est à 2c,5 du sommet que le premier îlot libérien antérieur se place anormalement. A 4 centimètres du sommet, il n'y en a encore que deux, placés à chaque extrémité latérale d'un arc foliaire à peine cintré.

A la base du long pétiole ailé, il n'y a encore qu'un arc ligneux très ouvert entouré totalement de liber.

*Tige*. — A tous les niveaux de la tige, on observe au moins un cercle interne de faisceaux *libéroligneux*, à orientation inverse, réunis souvent en trois groupes. Ce cercle, placé au centre de la moelle, existe seul vers le sommet de la tige ou dans les petites ramifications.

Ailleurs, entre lui et le *cercle périphérique* (cycle), il y a des faisceaux libériens et même libéroligneux.

Dans la base des tiges aériennes, parmi de très nombreux faisceaux médullaires, quelques-uns forment un cercle de faisceaux libéroligneux à orientation normale; au centre de la tige, existe, comme toujours, un cercle de faisceaux libéroligneux inverses. Dans le reste de la moelle, il y a, entre ces deux cercles de faisceaux, des faisceaux plus petits, diversement orientés, dont l'ensemble forme comme un cercle plus irrégulier que les deux autres. Enfin, entre le cercle médullaire externe et le cercle périphérique, il y a d'autres faisceaux souvent exclusivement libériens et dont quelques-uns sont situés contre la face interne des faisceaux du cercle normal.

Les sommités ne possèdent, le plus souvent, que le cercle interne de faisceaux inverses; parfois, tous les faisceaux de ce cercle ont une orientation normale.

Ces dispositions étaient définitives, elles existaient dans des tiges aériennes, après la dissémination des graines.

Cette plante possède un rhizome souterrain. Non loin de la tige aérienne, un rejet grêle (2 millimètres de diamètre) renferme dans sa moelle deux bandes libéroligneuses, incur-

vées autour de l'axe de la tige, et se faisant face par leur liber. Les extrémités libériennes de chacune se rejoignent par un arc de faisceaux libériens placés entre la bande interne et le cercle périphérique.

Plus bas, et plus loin des tiges, on ne trouve, comme suite des faisceaux médullaires les plus internes, que des petits îlots libériens à structure concentrique et entourés d'un cambium. Plus bas encore, ils n'ont plus de cambium et se terminent en pointe aveugle.

De tous les faisceaux médullaires, ce sont ceux du cercle le plus interne qui ont leur bois le plus développé. *On y rencontre des vaisseaux spiralés et réticulés, parfois même des vaisseaux annelés.*

Petersen, ayant observé les dispositions des faisceaux près des nœuds, pensait que le cercle médullaire le plus interne était caulinaire; tandis que les faisceaux plus périmédullaires venaient des feuilles : car un certain nombre de ceux observés sous un nœud ne se retrouvaient plus au-dessus.

L'étude complète des nœuds, à la base des tiges, montre que les faisceaux libériens les plus périmédullaires sont les suites des faisceaux libériens antérieurs de la feuille et d'une partie des faisceaux du cercle normal.

Par exemple, j'observe au-dessus d'un nœud deux cercles médullaires de faisceaux libéroligneux et des faisceaux périmédullaires libériens. Au nœud, et je n'ai sauté aucune coupe, un massif libérien, placé à la face antérieure de la trace foliaire qui s'y insère, passe en descendant, dans la zone externe de la moelle, ainsi que quelques vaisseaux et du liber, détachés de la zone normale de la tige. Ces nouveaux tissus médullaires forment deux faisceaux qui, *pour ainsi dire*, repoussent deux faisceaux libériens périmédullaires dans le cercle externe de faisceaux médullaires. Ces deux derniers, à leur tour, repoussent deux faisceaux du cercle médullaire externe dans le cercle médullaire interne. Ainsi donc, de haut en bas, deux nouveaux faisceaux sont devenus médullaires. Et les faisceaux déjà médullaires, placés en face de l'insertion foliaire, ont tous gagné un rang vers le centre de la moelle.

Au-dessous du nœud, les deux nouveaux faisceaux médullaires se placent dans le cercle médullaire externe et les

deux faisceaux qu'ils avaient repoussés dans ce cercle servent à les réunir au reste de ce cercle. Leurs vaisseaux les accompagnent encore.

Ces divers changements semblent avoir lieu à tous les nœuds, de sorte que l'on peut dire que tous les faisceaux médullaires, même les plus internes, sont la suite des faisceaux devenus médullaires aux nœuds.

Or, ces faisceaux viennent, en partie, du cercle normal de la tige, en partie des faisceaux du rameau axillaire et en partie du liber antérieur de la feuille. Ce dernier fait suite lui-même à des fascicules normaux.

Donc, *en ne considérant que la situation définitive des faisceaux*, les formations médullaires du *Phyteuma limonifolium* sont des faisceaux normaux anormalement placés sur la plus grande partie de leur parcours.

## CONCLUSIONS RELATIVES AUX CAMPANULACÉES.

Le système fasciculaire médullaire des **Campanulacées** offre de nombreux degrés successifs dans sa différenciation définitive.

*Simple* ou *complexe*, sa disposition dans la tige est toujours en rapport avec la situation des feuilles et des rameaux.

Ces faisceaux anormalement placés, dans la tige ou dans la feuille, sont toujours la suite de faisceaux normaux.

Dans n'importe quelle espèce anormale, les faisceaux médullaires de la tige, dans les régions où ils sont peu développés, sont la prolongation évidente et directe des faisceaux normaux. Ils se terminent peu à peu dans leur trajet basipète, comme s'ils étaient des racines vasculaires que les faisceaux normaux et les faisceaux foliaires pousseraient dans la moelle de haut en bas.

D'autres fois, les faisceaux devenus médullaires se soudent en sympodes médullaires complexes s'étendant sur presque toute la longueur de la tige aérienne. Ils pénètrent rarement dans les racines et les rhizomes et s'y terminent

aussi en pointe aveugle basipète (*Phyteuma limonifolium*, *Campanula pyramidalis*).

Dans les feuilles, les faisceaux antérieurs et les faisceaux médullaires, qu'ils soient libériens ou libéroligneux, qu'ils se prolongent ou non dans la moelle de la tige, sont aussi la suite de faisceaux normaux.

Les faisceaux médullaires des pédoncules floraux sont des prolongements de faisceaux normaux des carpelles ou des verticilles floraux.

Dans la tige, dans la fleur, ou dans l'inflorescence, c'est à la jonction de deux nervures ou de deux organes, que des faisceaux normaux passent en place anormale.

Ce ne sont pas des anastomoses, mais le passage d'un groupe de tissus d'une région à une autre.

La feuille, en général, se rattache au *cercle libéroligneux normal* (cycle) de la tige par trois faisceaux qui se réunissent entre eux au point où ils s'intercalent dans ce cercle.

Dans le *Campanula pyramidalis*, deux ou trois paires de faisceaux latéraux restent isolés des autres et forment des faisceaux corticaux qui, s'atténuant de haut en bas, disparaissent parfois avant de s'intercaler isolément dans le cercle normal libéroligneux de la tige.

*Les faisceaux médullaires des Campanulacées ne sont pas des faisceaux surnuméraires* (sens VAN TIEGHEM).

Un grand nombre d'entre eux, passant de la feuille dans la moelle de la tige au nœud même d'insertion, sont des traces foliaires évidentes.

Pour les autres, ils sont la *suite de traces foliaires* ayant un trajet normal dans une partie de la tige. Cela est indiscutable, mais à cause de l'accolement latéral de tous les faisceaux du cercle normal de la tige, ils seront ou ne seront pas nommés *traces foliaires,* suivant la *définition* que l'on adoptera.

Malgré la difficulté que l'on éprouve pour suivre leur trajet, ce sont des traces foliaires, et je leur conserve ce qualificatif, sous la réserve d'adopter l'extension que j'ai donnée (p. 14) à la définition des traces foliaires.

# DEUXIÈME PARTIE

## GÉNÉRALISATION PARTIELLE DES RÉSULTATS PRÉCÉDENTS AUX ANOMALIES LIBÉROLIGNEUSES DES DICOTYLÉDONES.

---

Je viens de montrer que, chez les **Campanulacées**, les faisceaux anormalement placés ne sont pas des tissus surnuméraires. En est-il de même, chez toutes les espèces de **Dicotylédones** pourvues de faisceaux libériens ou libéroligneux placés dans la moelle de la tige ou dans le péridesme antérieur des nervures et du pétiole ?

J'étudierai d'abord les plantes où les faisceaux médullaires et antérieurs, du pétiole ou du limbe, ne se prolongent pas dans la moelle de la tige. Chez ces plantes, il est relativement très facile de se convaincre, que ces faisceaux, anormalement placés sur un parcours plus ou moins considérable, sont la suite directe des faisceaux constituant de petites nervures à orientation normale. Lorsque ces faisceaux (péridesmiques antérieurs) se prolongent dans la moelle de la tige, la disposition est encore *souvent* identique à la précédente. Mais, elle est moins facile à observer, d'autant plus que le *parcours normal* de ces faisceaux est de plus en plus réduit et tend à devenir nul. Chez certaines plantes, il est nul pour un certain nombre de faisceaux libériens antérieurs, mais chez la *Bryone* et quelques **Cucurbitacées**, il l'est pour tous.

On rencontre toute une série de transitions, entre les faisceaux normaux ayant un très court trajet médullaire

dans le pétiole, et ceux de certaines Cucurbitacées qui, sur tout leur trajet, sont placés à la face interne d'un faisceau normal. (Sauf, d'après Gérard [23], pour les faisceaux internes de l'axe hypocotylé, qui reprennent place normale dans la racine).

## CHAPITRE PREMIER

### FAISCEAUX ANORMALEMENT PLACÉS DANS LES FEUILLES DES PLANTES A TIGE NORMALE.

#### § I. — Historique succinct.

Si l'anatomie de la tige a été très étudiée, celle de la feuille, surtout en ce qui concerne les nervures, avait été fort négligée.

Grew, en 1675, décrit l'arrangement des faisceaux dans quelques pétioles [1].

Auguste Pyr. de Candolle dit que la structure des nervures n'a aucune importance pour la classification (d'après Petit [46]).

Dans son travail classique sur l'anatomie de la feuille [2], Brongniart, en 1830, néglige l'étude détaillée des nervures ; il constate simplement que leurs éléments anatomiques sont identiques à ceux des faisceaux de la tige.

Le travail de Nægeli [10], paru en 1858, limite à la tige l'étude de la course des faisceaux.

En 1870, M. Guillard, dans un travail [14] portant le titre expressif de : « une lacune grave en anatomie végétale », tente le groupement naturel des Phanérogames, d'après le nombre et le parcours des faisceaux foliaires entrant dans la tige ; idée qui fut reprise, en 1887, par M. Acqua [45].

Dans une note intéressante, de Lanessan, en 1874 [17], montre que, dans les nervures et le pétiole, les faisceaux

sont disposés en arc ou en cercle, suivant le niveau examiné, mais il n'envisage que les faisceaux libéroligneux.

M. C. de Candolle publie, en 1879, un important mémoire [21] sur l'anatomie comparée des feuilles chez quelques Dicotylédones ; il attire l'attention des anatomistes sur la diversité de la structure interne de la feuille, et pense qu'elle peut servir pour la classification. Il mentionne une multitude d'espèces et de genres ayant des faisceaux médullaires ou des faisceaux intra-corticaux dans leurs feuilles. Ce travail est intéressant par des faits précis, montrant les différences de structure qui existent entre les feuilles d'un même rameau, entre les feuilles de tailles différentes, enfin entre les feuilles d'un jeune arbre et celles de ce même arbre plus âgé. Différences marquant des degrés, dans une complication ou une simplification de plus en plus grande du système libéroligneux, suivant que l'on se rapproche ou s'éloigne de l'ampleur maximum des feuilles.

Mais au point de vue parcours, si de Candolle décrit les changements de dispositions des faisceaux, et la variabilité de ces dispositions, on croirait qu'il n'a pas l'idée que les faisceaux médullaires ou les faisceaux corticaux puissent passer en situation normale.

M. Briosi, en 1881, résume en deux notes [26] ses études sur l'anatomie des feuilles, études se rapportant presque toutes aux Myrtacées et surtout à l'*Eucalyptus globulus*.

Le travail le plus important sur le point qui nous occupe est celui de Weiss, paru en 1883 ; il est le résumé d'un mémoire plus important promis sur le même sujet, et dont je ne connais pas la publication. L'auteur affirme que les faisceaux supérieurs (antérieurs) des nervures ou du pétiole sont les suites de faisceaux, normalement placés dans les petites nervures, qui peu à peu dans leur course longitudinale se placent à la face supérieure du bois. Comme exemple, il dit que « chez *Nerium*, *Hoya*, *Eucalyptus*, en montant dans la nervure médiane, les faisceaux libériens supérieurs retournent à droite et à gauche, et se joignent au liber péri-

phérique de quelques faisceaux, et les petits faisceaux ne sont plus bicollatéraux. Ainsi se trouve expliquée, en considérant la course de haut en bas, la position du liber interne, par une torsion insensible de 180°, en tout, portant sur une portion du liber normal ». Cette affimation de WEISS passa inaperçue, elle fut confirmée, mais plus tard.

En 1884, GRIGNON indique, pour les feuilles de quelques **Composées**, qu'en certains points du pétiole : « on voit le liber descendre de chaque côté du bois, et former bientôt un cercle complet autour de celui-ci » [**30**, p. 48]. Mais GRIGNON se trompe sur l'interprétation de ce fait ; il rapporte les dispositions observées dans l'espace à des stades dans le temps, et d'observations exactes, il déduit une conclusion inexacte sur le développement du liber interne.

En 1885, le travail classique de VESQUE [**39**] sur l'anatomie des feuilles des **Gamopétales** n'ajoute rien au sujet qui nous occupe. L'auteur reconnaît l'influence de l'ampleur des feuilles sur l'aspect des coupes transversales des nervures. Il décrit la disposition des faisceaux dans quelques pétioles, et recommande la coupe transversale faite au milieu du pétiole, comme offrant la forme la plus constante de son système libéroligneux. Cela est loin d'être général. L'auteur se garde toutefois d'attacher de l'importance à la forme du système libéroligneux foliaire, sans l'avoir étudié plus à fond, et sans avoir fixé la valeur taxinomique de ses caractères.

Les divers travaux de M. LIGNIER confirmèrent les résultats de WEISS pour les **Mélastomacées** [**42**]. Ses études sur les **Myrtacées** sont moins étendues. Toutefois, si en 1887 cet auteur est affirmatif en ce qui concerne l'origine foliaire des faisceaux médullaires et corticaux de la tige, ce n'est qu'avec un certain doute qu'il dit que le liber antérieur de la feuille, ou périmédullaire de la tige, provient des bords du liber normal. En effet, M. LIGNIER [**42**, p. 348] énumère les faits qui militent en faveur de cette opinion et en 1890, dans son travail sur les **Lécythidacées** [**54**, en note, p. 332], il dit : « Peut-être est-ce là une nouvelle preuve à l'appui de l'opi-

nion que nous avons émise relativement aux **Mélastomacées** et aux **Myrtacées**, d'après laquelle le liber interne de leurs faisceaux bicollatéraux serait dû à un élargissement des faisceaux, accompagné du recourbement de leurs bords. »

Cependant, M. Lignier avait déjà publié, en 1889, un travail qui fixe la forme du système libéroligneux foliaire des phanérogames, et montre bien que toutes les anomalies dans la disposition des faisceaux de la feuille proviennent du parcours longitudinal et de la concrescence des faisceaux normaux. L'auteur *explique* ces anomalies par un *plissement* de l'arc ou du cercle fasciculaire, dû au besoin de tenir moins de place (1) [**50**].

En 1887, la thèse de M. Petit sur le pétiole [**46**], est le premier *travail général* qui indique nettement que les faisceaux médullaires ou antérieurs du pétiole, lorsque le limbe et la tige n'en possèdent pas, sont des trajets, anormalement placés, de faisceaux normaux. L'auteur n'a d'ailleurs nullement attiré l'attention sur ce fait, que je signale d'après ses figures et ses descriptions. M. Petit n'a fait aucune considération générale sur les faisceaux médullaires, ni groupé les résultats à ce point de vue. Il ne devait admettre aucune homologie entre les faisceaux médullaires libéroligneux et ce qu'il appelle : liber interne des faisceaux bicollatéraux, malgré le travail antérieur de M. Hérail en 1884.

En 1890, le travail de Lamounette [**54**], qui détruit toute idée de bicollatéralité des faisceaux, porte aussi en partie sur les feuilles pourvues de liber antérieur ou interne. Cet auteur, ne trouvant plus le liber interne à une distance plus ou moins grande du sommet de la nervure médiane, dit que ce tissu disparaît.

Kruch [**56**], en 1890, montre que chez les **Composées Liguliflores**, les faisceaux libériens antérieurs se placent normalement en haut et en bas de la feuille.

En 1891, M. Briosi [**63**], rappelant ses travaux de 1881, dit

(1) Ma rédaction était faite en grande partie lorsque j'ai eu connaissance de ce travail, il renferme des conclusions importantes.

que les résultats qu'il avait sommairement décrits à cette époque sont conformes dans le fond (invece) avec le dire de Weiss; cependant, dans cette belle monographie des feuilles de l'*Eucalyptus globulus*, il dit que le liber antérieur cesse à un certain niveau, sans ajouter s'il se prolonge ou non en d'autres situations. Que ce soit à la base du limbe cotylédonaire, sur les nervures de septième ordre des feuilles verticales, ou sur les nervures de troisième ordre dans les feuilles horizontales, il dit toujours que le faisceau de leptom (liber) antérieur disparaît (scompaiono).

La même année, Strasburger [**58**] figure le liber antérieur, des feuilles de *Cucurbita Pepo*, se terminant en situation anormale dans les petites ramifications des nervures, conformément aux travaux antérieurs de Fischer, datant de 1884 [**35**].

Résumant les travaux et opinions antérieurs à 1899, dans une thèse d'agrégation [**75**, p. 88], M. Perrot dit : « Chez les **Fougères** et les **Phanérogames** à faisceaux bicollatéraux (sauf quelques **Cucurbitacées**), le liber tourné vers la face supérieure du limbe *disparaît* de très bonne heure, et seul le liber de la face inférieure accompagne les dernières ramifications des nervures ».

En 1900, M. Gidon [**76**] montre et figure que dans les feuilles des **Nyctaginées** les faisceaux libéroligneux, disposés dans la nervure médiane en plusieurs cercles ou arcs plus ou moins irréguliers, se terminent tous en situation normale vers le haut, dans des nervures plus petites. A la base de la feuille, ils reprennent place normale, avant l'insertion.

En 1902, M. Bouygues publie une importante étude [**84**], où il s'occupe surtout de définir l'aspect et le développement des formes anormales des faisceaux dans le pétiole. Cet auteur donne de bons détails sur le changement de forme des faisceaux aux divers niveaux de la feuille et du pétiole.

Mais, en ce qui concerne le développement, son travail est très critiquable. La méthode qu'il emploie n'est pas d'une rigueur absolue ; ainsi : pour les *faisceaux concentriques inverses*, il se contente de décrire la série

des coupes faites en remontant dans le pétiole, relativement jeune, d'*Hydrangea*, et oublie en cela les justes remarques que MM. Bertrand et van Tieghem opposèrent, en 1884, à un travail assez analogue de M. Girard [29]. En outre, il croit à tort que, dans leurs descriptions, Trécul, Weiss, Lignier, Gidon, Dutailly, etc., ont employé le mot torsion dans un sens strict; il insiste pour dire que les faisceaux sont nés tordus, rapprochés, ou éloignés, ce dont aucun auteur moderne n'a douté.

Devant commencer par exposer mes recherches sur les feuilles pourvues de faisceaux péridesmiques antérieurs, dans les végétaux dont la tige ne renferme pas de faisceaux médullaires, j'exposerai les déductions que l'on peut tirer des travaux antérieurs, surtout de ceux de MM. Petit et de Candolle (*Casimir*) (1).

En étudiant le pétiole dans de nombreuses familles de **Dicotylédones**, L. Petit mentionne, ou figure, un grand nombre de pétioles ayant des faisceaux libériens ou libéroligneux placés soit dans la moelle, soit à la face antérieure d'un arc libéroligneux normal.

Cet auteur a suivi la course des faisceaux sur toute la longueur du pétiole, de sorte que lorsque de tels faisceaux n'existent que dans cet organe, il montre qu'aux deux extrémités du pétiole, *les faisceaux soit médullaires, soit antérieurs, ont repris une place normale*. Tel est le cas signalé, chez quelques **Cupulifères** (*Ostrya*), quelques **Légumineuses** (*Cercis, Toluifera*); il est très nettement décrit chez *Paulownia* et *Catalpa*, *Wigandia caracassana*, *Thalictrum*, *Actæa spicata*.

M. Petit n'a pas cependant signalé la disparition de ces faisceaux par une terminaison en pointe aveugle dans la moelle du pétiole. Il ne les a donc pas toujours minutieusement suivis. Son travail étant limité au pétiole, lorsque les faisceaux sortent en place anormale de cet organe, l'auteur ne les a suivis ni dans la tige, ni dans le limbe.

De sorte, que si nous y trouvons l'indication que *des faisceaux normaux à la base du pétiole* se placent, à un niveau plus élevé, dans la moelle ou à la face antérieure de l'arc

(1) Toutes mes recherches sur les feuilles à système libéroligneux anormal étaient terminées lorsque parut le travail de M. Bouygues.

postérieur, nous ignorons, chez un grand nombre de *Familles*, ce qu'ils deviennent dans le limbe ou même s'ils se prolongent dans ce limbe.

**Salicinées** (*Populus*) ;
**Platanées** ;
**Cupulifères** (*Quercus*, *Castanea*, *Alnus*, *Corylus*) ;
**Diptérocarpées** (D. C.) ;
**Crucifères** (*Crambus*, *Cochlearia armoracia*) ;
*Oxalis tetraphylla*.
**Légumineuses** (*Cytisus Laburnum*, *Bauhinia racemosa*) ;
**Sterculiées** (*Sterculia*, *Theobroma*) ;
**Tiliacées**.
**Géraniacées** (*Erodium*, *Pelargonium*) ;
**Cornées** (*Cornus*) ;
**Simaroubées** (D. C.) ;
**Burséracées** (D. C.) ;
**Sapindacées** (*Acer*, *Æsculus*) (D. C.) ;
**Verbénacées** (*Vitex Agnus castus*, *Lippia citriodora*) ;
**Caprifoliacées** (*Viburnum*) ;
**Oléacées** (*Syringa*) ;
**Polémoniacées** (*Cobæa scandens*) ;
**Composées-Tubuliflores** ;
**Dipsacées**.

Parfois même, M. Petit ne montre pas que ces faisceaux médullaires ou antérieurs se replacent normalement à la base du pétiole. Ex. **Urticées** (*Ficus*, *Morus*, *Castilloa*, *Artocarpus*). Il n'indique leur suite en aucun point : pas plus à la base, qu'en haut du pétiole, chez les **Begonia**, **Ombellifères**, **Araliées**, **Chénopodiées**, **Polygonées**, **Liguliflores** et toutes les familles à liber médullaire dans la tige.

M. Petit n'a pas homologué les fascicules criblés péridesmiques antérieurs, qu'il appelle liber interne, avec les faisceaux antérieurs du pétiole ou avec les faisceaux libéroligneux médullaires. La généralité de la question qui m'occupe lui a totalement échappé. A part quelques indications précises pour le *Catalpa*, le *Paulownia*, les **Cornées**, les **Sam-**

**bucées**, il n'a pas attaché d'importance à l'étude de la course de ces faisceaux en place anormale, et la manière de présenter ici les résultats de sa thèse m'est personnelle.

M. Casimir de Candolle n'avait pas suivi le parcours des faisceaux. Pour M. Petit, la coupe faite au sommet du pétiole, point qu'il nomme *la caractéristique*, est celle qui donne les caractères les plus constants pour la disposition des faisceaux de la feuille chez une plante donnée.

D'autres travaux, qu'il serait trop long d'énumérer, ont montré : que les faisceaux péridesmiques antérieurs de la feuille se prolongent dans la moelle de la tige, chez les **Apocynées, Asclépiadacées, Cucurbitacées, Convolvulacées, Solanées, Myrtacées**. M. van Tieghem [**61**] admet le fait comme général dans toutes les familles où il y a à la fois du liber interne dans la tige et dans la feuille.

M. Petit n'a pas rencontré de faisceaux, soit *médullaires*, soit *libériens antérieurs*, dans le pétiole des **Rosacées, Papavéracées, Fumariacées, Magnoliacées, Acanthacées, Balsaminées, Borraginées, Phytolaccacées, Malvacées, Saxifragées**, ni dans celui de la plupart des **Crucifères, Renonculacées, Scrofularinées, Labiées, Légumineuses**.

Ainsi, les faisceaux médullaires et les faisceaux libéroligneux antérieurs du pétiole sont parfois la suite de faisceaux normalement placés vers le haut et vers le bas de cet organe. Il faut retenir ce fait, contre lequel on n'élève aucune objection, et pour lequel on ne témoigne d'aucune surprise, car il est tout aussi naturel que les faisceaux libériens antérieurs soient aussi la suite de faisceaux normalement placés en d'autres points. Dans l'état actuel de la science botanique, on est peu porté à admettre ce dernier fait, puisque les travaux de Weiss, de Kruch et de Lignier à ce sujet ont passé inaperçus, en France du moins.

Je ne puis songer à décrire les unes après les autres les espèces végétales étudiées, en les classant d'après la situation, de plus en plus nettement médullaire, d'un système

libérien ou libéroligneux de plus en plus complexe. Je suivrai toutefois l'ordre de complexité, mais en groupant par famille les espèces choisies comme sujet d'études. A moins que la même famille n'offre des types tout à faits différents les uns des autres. Par exemple, le *Tecoma radicans*, pourvu d'un système caulinaire médullaire, sera étudié loin du *Catalpa*, ce dernier ne possédant que quelques faisceaux médullaires en haut du pétiole.

Voici les deux processus généraux par lesquels les faisceaux normalement placés passent en place anormale.

1° Dans les feuilles et les fleurs, les faisceaux des nervures, ceux du pétiole et ceux des pièces florales ont une tendance à avoir leur bois totalement entouré de liber. Si deux de ces faisceaux se soudent, les fascicules criblés formant les extrémités libériennes voisines de la soudure se trouvent isolés à la face antérieure ou interne du bois (fig. XXVIII : 11 et 12).

2° Le liber forme peu à peu un arc plus grand que l'arc ligneux, ses extrémités se recourbent et s'isolent à la face antérieure du bois, ou à l'intérieur de l'arc qui se ferme en un cercle.

## § II. — Faisceaux anormalement placés dans le limbe seul ou dans le pétiole seul.

Dans les feuilles de plantes ayant une structure normale, on pourra trouver des faisceaux ayant un très court trajet anormal.

Voici un exemple de faisceaux libériens antérieurs existant dans le limbe, à l'exclusion de toute autre région : le **Galeobdolon luteum** *Huds*. Les feuilles d'une tige stérile montrent dans leur limbe un petit fascicule criblé antérieur. Il provient d'une disposition analogue à celle que nous avons vue dans le *Campanula pyramidalis*, lorsque deux nervures se rencontrent.

Mais le trajet anormal de ce faisceau (fig. XXII : 21 et 22)

est très court, il reprend place normale avant d'arriver au pétiole.

Je ne saurais dire si cette disposition est très fréquente, car les résultats de sa recherche dans de nombreux végétaux ne seraient pas en rapport du travail nécessaire.

Les trajets fasciculaires anormaux ne s'étendant que dans le pétiole sont autrement fréquents que ceux limités au limbe, on en connaît déjà un très grand nombre d'exemples. On n'a jamais mis en doute que ces faisceaux ne soient les suites de faisceaux normaux.

MALVACÉES.

Les faisceaux médullaires, lorsqu'ils existent, offrent un développement très variable, en longueur et en puissance.

Les feuilles possèdent le plus souvent plusieurs grosses nervures en disposition digitée, ne se réunissant qu'à la base du limbe, et formée chacune d'un arc libéroligneux : soit normal *(Malva, Hybiscus, Sida)*, soit en cercle.

C'est au point de réunion de ces nervures, qu'un certain nombre de faisceaux passent dans la moelle, et y parcourent un espace plus ou moins long. Ce trajet médullaire n'atteint parfois que deux à trois millimètres, le faisceau peut se réduire à du liber. Le pétiole a souvent une moelle très nette : les faisceaux formant soit un cercle continu, soit un cercle avec rayons médullaires plus ou moins larges.

Ces faisceaux médullaires se terminent rarement dans la moelle, le plus souvent, même lorsqu'ils parcourent la moelle jusqu'à la base du pétiole, ils retournent se placer dans le cercle normal. Ils sont absolument comparables aux faisceaux médullaires des tiges.

Dans les **Hybiscus** *(H. syriacus* L ; *H. trida* L*)* les faisceaux médullaires n'existent que sous le limbe, au point de réunion des grosses nervures et de la médiane. Dans l'*H. syriacus* (fig. XVII : 19), il y a deux petits îlots isolés en face des extrémités et à l'intérieur d'un arc libéroligneux formant presque un cercle. Dans l'*H. trida,* au point où les cinq




Fig. XVII

Toutes les figures sont des coupes transversales. — 1 et 2. Dispositions normales des faisceaux ou de l'arc libéroligneux de la feuille et du pétiole. — 3. Pétiole ou nervure avec un arc ou une corde de faisceaux libéroligneux antérieurs. — 4. *Aralia spinosa* L. Pétiole avec trois faisceaux libéroligneux médullaires à orientation inverse. — 5. *Passiflora cærulea* L. Pétiole. — 6. Schéma de pétiole ou de nervure médiane chez les **Composées.** — 7. Pétiole de *Cephælis Ipecacuanha* Rich. — 8. Pétiole de *Campanula pyramidalis* L. : arc libérien antérieur presque sans vaisseaux ligneux. — 9. *Cobæa scandens* Cav. (rachis). Liber antérieur éloigné du bois. — 10, 11, 14, 15. Divers aspects de pétioles chez les **Campanulacées** montrant du liber de plus en plus nettement médullaire. — 13. Ilot de liber médullaire dans un arc libéroligneux. — 12. Ilots de liber antérieur dans la nervure médiane de *Lippia citriodora.* — 16. Nervure médiane de *Reseda alba* L. : arc libéroligneux à bords recourbés, le liber s'avançant plus que le bois. — 17. Pétiole de *Cephalanthus occidentalis.* — 18. Système libéroligneux d'une nervure de troisième ordre d'*Acanthus spinosus* L. — 19. Nervure médiane d'*Hybiscus syriacus* L. à la base du limbe. — 20. Nervure médiane d'une foliole d'*Ailanthus glandulosa.* Entre l'arc postérieur et l'arc antérieur, il y a deux îlots libériens. — 21, 22. *Galeobdolon luteum.* Nervure médiane près du pétiole d'une feuille de rejet stérile, deux îlots libériens ont un court trajet à la face antérieure de l'arc libéroligneux. — 23. Coupe transversale de la tige de *Begonia discolor* près d'un nœud. — 24. *Œnanthe crocata.* Portion de coupe transversale de la tige. On voit le foliaire F*f* qui semble provoquer le passage, dans la moelle, des parties latérales d'un faisceau déjà placé sur le cercle normal. — 25 à 29. Faisceaux médullaires du pétiole d'*Æsculus Hippocastanum* à divers niveaux, de haut en bas. — 27 est au milieu de la longueur du pétiole.

folioles de la feuille se réunissent au pétiole commun, un des faisceaux passe dans la moelle et y parcourt un petit espace, avant de rejoindre les autres faisceaux disposés en un cercle périphérique.

Dans la même espèce, le trajet anormal varie de longueur d'une feuille à l'autre. Il peut être très court, si les faisceaux rejoignent presque de suite ceux du cercle normal.

Dans l'**Althæa officinalis L.**, les faisceaux médullaires, continuation de faisceaux normaux, se retrouvent sur une longueur de deux à trois millimètres, quelquefois moins. Mais ils sont toujours placés en haut du pétiole, où ils forment comme un diaphragme plus ou moins oblique, au point de jonction des nervures principales de ces feuilles palminerves. L'*Althæa rosea* offre une disposition analogue : à trois ou quatre millimètres sous le limbe, on trouve encore un petit fascicule criblé médullaire.

Dans le **Lavatera Olbia** *L.*, certaines feuilles n'ont aucun faisceau médullaire, d'autres en ont d'assez longs, reprenant place normale à leurs deux extrémités. Mais dans une feuille, l'un d'eux ne rejoignait pas les faisceaux du cercle normal, et se terminait dans la moelle du pétiole, à cinq millimètres au-dessous du limbe foliaire, de la même façon que les faisceaux médullaires de la tige de *Campanula rapunculoides*.

Dans le genre **Malva** (*Malva sylvestris*), le trajet des faisceaux dans la moelle, en haut du pétiole, n'atteint que deux ou trois millimètres (1).

Dans le **Sida Abutilon** *L.*, le liber médullaire atteint un parcours d'un centimètre dans le haut du pétiole. Dans toutes les **Malvacées** citées jusqu'à présent, les grosses nervures du limbe ont une structure normale, en arc libéroligneux postérieur.

On verra plus tard, que dans les **Tiliacées** et **Sterculiées**

(1) M. Petit n'avait pas aperçu ces faisceaux médullaires chez aucune **Malvacée** proprement dite, notamment dans les *Althæa*, *Malva*, *Hybiscus* dont il a étudié les pétioles.

(p. 123 et 136), les faisceaux anormalement placés sont de plus en plus importants.

### SCROFULARIACÉES.

L'anomalie du **Paulownia imperialis** *Sieb. et Zucc.* rappelle celle des précédentes **Malvacées**, elle s'étend sur deux centimètres de longueur, environ. Au sommet du long pétiole, la partie antérieure du cercle libéroligneux forme peu à peu saillie dans la moelle, et constitue des faisceaux libériens et libéroligneux identiques à ceux que l'on observe dans toute la longueur du pétiole des *Ficus*.

Ces faisceaux reprennent peu à peu une place normale sur le cercle. Pendant leur trajet médullaire, ils s'accolent irrégulièrement entre eux, en un réseau irrégulier ; il n'est pas possible d'affirmer qu'il n'y en ait pas qui se terminent dans la moelle. Les grosses nervures de la feuille ont une structure normale vers leurs extrémités, et en cercle libéroligneux à leur base.

### BIGNONIACÉES.

Le **Catalpa bignonioides** Walt, doit être cité ici, bien qu'il appartienne à une famille remarquable par des anomalies plus complexes. Petit a déjà décrit la disposition des faisceaux du pétiole, il a trouvé deux faisceaux intermédullaires qui naissent de la partie supérieure de l'anneau comme dans le *Paulownia* [46, p. 135]. Or, dans mes échantillons, la disposition des deux faisceaux n'est très nette qu'à la base de la nervure médiane, avant sa réunion aux deux ou quatre plus grosses nervures. A la base du limbe, au point de réunion de toutes les fortes nervures, plusieurs faisceaux assez irrégulièrement placés s'enfoncent d'avant en arrière dans la moelle, ils sont quelquefois réduits à du liber.

Un de ces faisceaux médullaires, médian par rapport aux autres, diminue peu à peu de volume de haut en bas et disparaît à trois ou quatre centimètres au-dessous du limbe ; il

se termine, en pointe aveugle, par du sclérenchyme. Les autres ont rejoint le cercle normal, comme dans le *Paulownia*.

Les feuilles de **Bignonia capreolata** *L.* ont des pétioles sans faisceaux médullaires véritables. On y voit un cercle de faisceaux réunis par leur cambium, avec fibres péricycliques sur le dos de chaque faisceau. Dans le limbe, la bande libéroligneuse antérieure, qui surmonte l'arc postérieur, diminue de grosseur en montant, par suite de la part qu'elle prend à la formation des nervures secondaires partant de la médiane. Pour la même raison, le bois disparaît peu à peu dans l'arc antérieur. Aussi, vers l'extrémité supérieure de la feuille, le bois de cet arc est très réduit, il n'offre bientôt plus de files de vaisseaux, il a l'aspect des fibres péricycliques. En ce point, la nervure présente donc du liber sur les deux faces de l'arc ligneux postérieur. Ces faisceaux libériens antérieurs prennent part à la constitution des nervures latérales du sommet du limbe, nervures à disposition normale ; ils se comportent donc comme le liber antérieur des **Campanulacées**.

C'est là un exemple d'une disposition qui se retrouve dans un grand nombre de feuilles dont les nervures, sur la plus grande partie de leur parcours, ont leurs faisceaux disposés sur un cercle ou sur un arc très recourbé.

### LÉGUMINEUSES.

M. Petit a décrit en détail la course des faisceaux dans le pétiole de *Bauhinia racemosa:* en certains points, il y a des faisceaux libéroligneux qui se placent dans la moelle. De même pour le *Cytisus Laburnum* L.

Dans ce dernier, les pétioles des folioles sont normaux, et ce n'est qu'au point de jonction des trois pétioles en un pétiole commun, que les parties libéroligneuses latérales des trois arcs presque fermés deviennent médullaires, comme la figure XXII : 9 le représente pour l'*Acer platanoides*.

Le limbe de *Cytisus* n'a pas de faisceaux en place anormale. Dans le *Cercis siliquastrum*, les nervures sont normales, la jonction des trois nervures principales, qui se fait en un même point, détermine la situation médullaire de certains faisceaux.

Dans l'*Albizzia (Acacia) lophantha B. et Hook.*, on trouve seulement une trace de formation médullaire. Les feuilles y sont bipennées. A la jonction des rachis latéraux au pétiole principal commun, il existe parfois un petit faisceau médullaire concentrique à liber interne et bois externe. Ce faisceau n'a qu'un très court trajet dans la moelle, il rappelle ceux du pétiole de quelques **Malvacées** (fig. XVIII, 2).

Dans l'*Albizzia Mollugo*, de tels faisceaux sont plus rares (fig. XVIII, 1). Dans le renflement basilaire du pétiole commun, la course des faisceaux est très irrégulière, un grand nombre de faisceaux passent dans la moelle en ce point. Les faisceaux formant ce réseau forment, en se réunissant, trois gros faisceaux par lesquels la feuille s'insère à la tige. Au point d'insertion, la ligne libéroligneuse est très ondulée, (fig. XVIII, 3) mais il n'y a point de liber médullaire. Les deux faisceaux foliaires latéraux, avant leur point d'union à la tige, ont des petits fascicules libériens placés sur la face antérieure du bois. Ils proviennent sans doute de faisceaux normaux. Il y a donc, dans les feuilles d'*Albizzia Mollugo*, des traces de faisceaux médullaires et de faisceaux libériens antérieurs.

M. Mennechet (1) a décrit du liber périmédullaire dans la tige d'*Albizzia anthelmintica*, fait unique dans la famille des **Légumineuses**. Les autres espèces d'*Albizzia* n'en possèdent point.

### POLÉMONIÉES.

Dans cette famille, la tige et les feuilles sont ordinairement normales. Le *Cobæa scandens* Cav. a des *feuilles paripennées*.

(1) Mennechet, Travail manuscrit déposé à la bibliothèque de l'École supérieure de pharmacie de Paris (*Prix Menier*, 1901. *Les plantes tænifuges*).

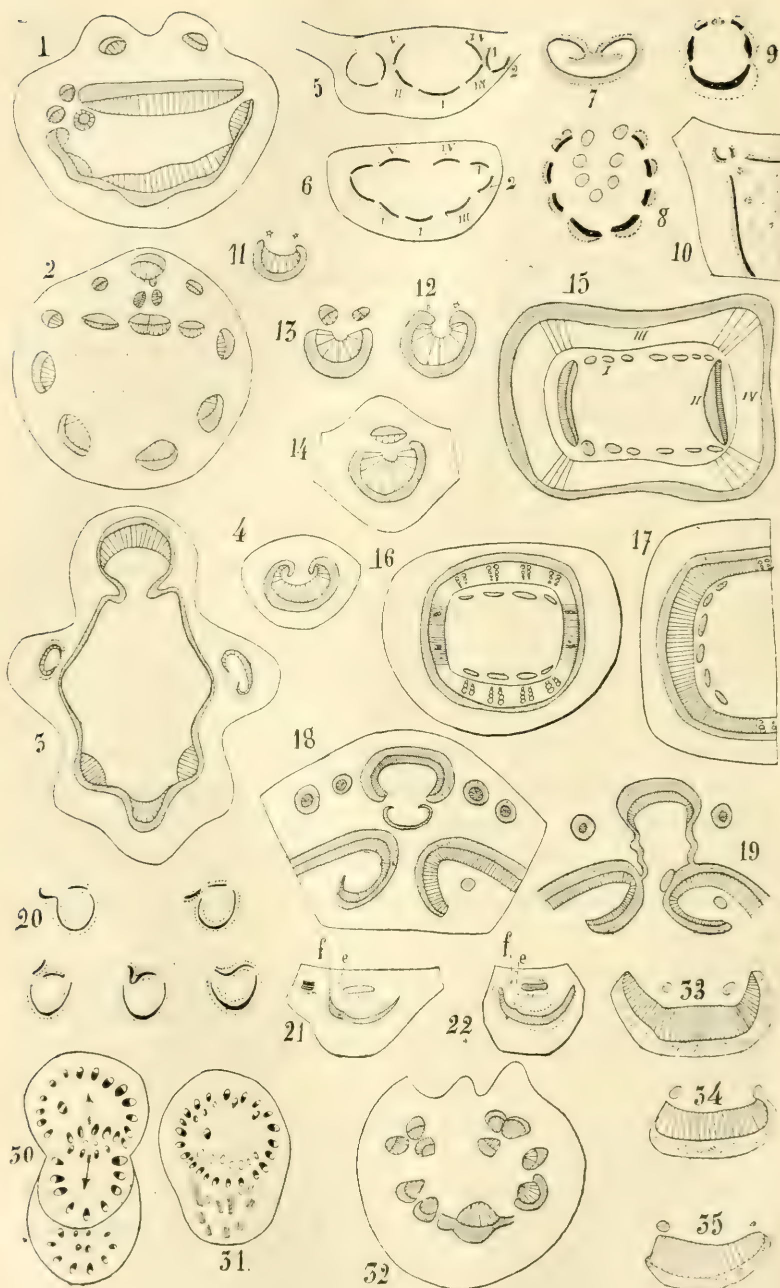



Fig. XVIII

M. Petit figure dans le pétiole un arc bicollatéral. Or sa figure doit se rapporter aux pétioles des folioles et non au rachis. Au-dessus d'un arc libéroligneux, on trouve un liber antérieur, mal caractérisé, ayant un aspect différent du liber en place normale. Ce tissu se relie latéralement à la zone

Fig. XVIII.

1. *Albizzia Mollugo.* — Coupe transversale du rachis principal, au-dessous de sa réunion avec deux ramifications secondaires opposées. On voit, à gauche, un faisceau médullaire. — 2. *Acacia lophanta.* Coupe transversale au-dessous de la jonction d'une foliole sur le rachis commun. On y voit des faisceaux placés dans la moelle ; ce sont des faisceaux normaux ayant un court trajet dans la moelle. — 3. *Albizzia Mollugo.* Jonction de la feuille à la tige. A la face antérieure de la trace foliaire médiane, on voit nettement une tendance à la formation d'îlots libériens médullaires. Les deux traces foliaires latérales ont du liber sur leur face antérieure ou interne. — 4. Rachis secondaire d'*Albizzia Lebbek*; les bords de l'arc libérien forment deux groupes de liber antérieur non isolés de l'arc total. — 5 et 6. *Mahonia Aquifolium* Nutt. A la base de la foliole terminale, jonction de deux nervures latérales avec la nervure médiane. Les faisceaux antérieurs IV et V (fig. 6) formaient les bords de l'arc qui, dans la figure 5, constituait la nervure médiane. — 7. *Isonandra Gutta.* Aspect du système libéroligneux de la nervure médiane, près du sommet de la feuille. — 10. *Isonandra Gutta.* Nervure médiane plus près de la base du limbe, montrant comment un des angles latéro-antérieurs de son système conducteur devient médullaire lors de l'adjonction d'une nervure latérale. — 8. *Broussonetia papyrifera.* Pétiole près de sa base. — 9. *Id.* Système libéroligneux de la nervure médiane, à 7 centimètres du sommet, dans une feuille dont le limbe a 15 centimètres de longueur. — 11, 12, 13, 14. Nervure médiane de la feuille d'*Hedera Helix*, à divers niveaux, montrant la formation du faisceau antérieur par l'union des deux extrémités de l'arc libéroligneux normal, qui s'isolent du reste de l'arc. — 15. *Tecoma radicans.* Système libéroligneux dans un entrenœud assez âgé. — IV. Trace des feuilles insérées au nœud, au-dessus de la coupe. — III, II, I. Trace des feuilles insérées plus haut sur la tige. — 16. *Tecoma radicans.* Coupe transversale dans un jeune entre-nœud. — 17. Dans l'entre-nœud au-dessous du précédent, on y voit : les quatre faisceaux médullaires qui étaient à droite dans la figure 16, plus deux nouveaux faisceaux rentrés dans la moelle, au nœud placé entre les coupes 16 et 17. — 18 et 19. *Acanthus spinosus* L. Insertion d'une feuille sur la tige. Les deux extrémités libéroligneuses du cercle normal, ouvert en face de la feuille, passent dans la moelle. — *Croton Eluteria.* Jonction des systèmes libéroligneux des nervures latérales avec celui de la nervure médiane ; celui de droite a subi ou a accompli un changement d'orientation de 180°, pour se placer à la face antérieure du faisceau médian. Celui de gauche en fait autant, mais d'une façon plus compliquée, indiquée dans la série de ces figures 20. — 21, 22. *Croton Eluteria.* Lors de la jonction d'une petite nervure latérale, à la médiane, le faisceau *f* passe des bords de cette dernière dans le faisceau (ou arc) antérieur. *f*, à son tour, repousse *e* à l'intérieur de la nervure médiane. — 30, 31. Jonction d'un rameau à la tige-axe de *Begonia discolor.* En 30, il y a un faisceau médullaire dans la tige ; en comparant 30 à 31, on voit que les faisceaux placés au point d'union de la tige et du rameau passent dans la moelle sur un certain trajet. — 32. *Aralia spinosa.* Base du pétiole de la foliole terminale d'une feuille. — 33, 34 et 35. *Cephalanthus occidentalis.* Système libéroligneux de la nervure médiane, à 20 millimètres du sommet du limbe. La figure 35 est la plus proche du sommet ; plus haut, les deux fascicules libériens antérieurs prennent place normale.

libérienne normale. Suivi dans le limbe, il provient des bords libériens d'arcs libéroligneux normaux constituant les nervures. Ces bords proéminents passent à la face antérieure, lors des jonctions des nervures secondaires à la médiane. Dans le rachis (fig. XXVIII, 21), il y a un arc dont les extrémités libéroligneuses sont brusquement repliées sur elles-mêmes.

*Saxifragées*. **Philadelphus coronarius** *L.* — En haut des pétioles, on trouve un arc libéroligneux très ouvert, provenant de l'union, à la base du limbe, de la nervure médiane avec deux fortes nervures latérales.

On trouve, en ce point, un ou parfois deux fascicules libéroligneux ayant un court trajet à la face antérieure. Ils se détachent des faisceaux des nervures latérales, sur leur bord rapproché de la nervure médiane (fig. XXII, 1) et les rejoignent sur le bord le plus latéral après l'union des trois faisceaux principaux. Par rapport aux faisceaux formant les nervures latérales, ils changent donc de côté : détachés à leur droite, ils se ressoudent à gauche et réciproquement.

A la base du limbe de **Deutzia scabra** *Thunb.*, dont le pétiole est presque nul, il y a des fascicules latéraux ayant un très court trajet antérieur.

**Mahonia Aquifolium** *Nutt.* — Le pétiole commun offre, sur toute sa longueur, un cercle de faisceaux, dont trois antérieurs sont un peu enfoncés dans l'arc formé par les autres.

La nervure médiane de la foliole terminale possède, vers la base du limbe, un arc de cinq faisceaux. Au point où les deux nervures latérales, les plus inférieures, s'y joignent, les figures XVIII, 5 et 6, montrent que les faisceaux libéroligneux, formant les bords de l'arc d'une nervure, passent à la face antérieure, de la même façon que les faisceaux libériens.

Les deux faisceaux latéraux de l'arc médian passent en avant, et les nervures latérales forment les angles de la demi-lune formée par l'ensemble des faisceaux. Les faisceaux antérieurs, depuis leur situation normale dans les nervures, ont

accompli une rotation de 180° sur eux-mêmes. En partie, les faisceaux des nervures latérales ont subi également, mais plus brusquement, le même changement d'orientation.

## § III. — Faisceaux anormalement placés dans le limbe et dans le pétiole, à la fois.

*Oléacées*. **Syringa vulgaris** *L.* — La feuille offre, au-dessus des extrémités d'un arc très ouvert, *deux faisceaux antérieurs libéroligneux à orientation inverse*. Voici l'origine de ces deux faisceaux, qui s'étendent en cette situation dans le limbe et dans le pétiole. Dans le limbe, au point où les nervures de second ordre se rattachent à la médiane, de chaque côté de cette dernière, les deux extrémités voisines de deux arcs s'isolent, et se réunissent en un seul faisceau placé à la face antérieure de l'arc total (fig. XXII, 2).

On remarquera que les deux faisceaux qui se joignent prennent part à la formation d'un faisceau antérieur, et qu'au retour en place normale, vers la base du pétiole, c'est la partie libéroligneuse, détachée du bord de l'arc médian, qui se trouve placée à l'extrémité latérale de la trace foliaire.

Les deux faisceaux antérieurs, qui se montrent, à 8 centimètres du sommet, dans un limbe de 11 centimètres de long, et à 5c,5 du sommet dans un autre de 7c,5, ne reprennent place sur les côtés de la trace foliaire qu'à 2 ou 3 millimètres au-dessus de l'insertion à la tige.

A part la longueur plus grande du trajet à la face antérieure, les exemples suivants seront toujours identiques pour le retour de ces faisceaux antérieurs en place normale. A leurs deux extrémités, ils sont placés dans un arc postérieur (normal). Entre les deux niveaux où ils sont en place normale, il y a très souvent, comme dans le cas du *Syringa vulgaris*, un changement dans leur situation par rapport aux autres faisceaux.

C'est-à-dire, qu'*au point où tous les faisceaux du pétiole sont sur un arc, de droite à gauche ou de gauche à droite, ces*

*faisceaux ne sont plus dans l'ordre où ils étaient avant l'union des nervures.*

VERBÉNACÉES.

Chez les **Labiées**, le *Galeobdolon* nous a montré de courts fascicules médullaires dans le limbe. M. Petit décrit dans *Scutellaria* Sp. [**46**, p. 141] deux petits faisceaux libéro-ligneux opposés aux deux arcs postérieurs du pétiole. Il en est de même chez le *S. albida* L.

Parmi les **Verbénacées**, le pétiole de *Lippia citriodora* L. présente des fascicules criblés médullaires ou antérieurs, déjà vus par M. L. Petit, [**46**, p. 137]. J'ai en plus constaté qu'au point d'insertion sur la tige, le pétiole de cette plante a une structure normale. En effet, parmi les faisceaux libériens antérieurs, les uns, et c'est le plus grand nombre, se placent aux extrémités de l'arc normal, les autres disparaissent.

Ainsi en remontant, et dans la nervure médiane foliaire, le nombre des faisceaux criblés anormalement placés augmente jusqu'à une certaine hauteur. Puis ce nombre diminue, par suite du retour de ces fascicules antérieurs dans le liber normal, retour précédant leur départ dans les nervures de second ordre (fig. XL, schéma I). Au milieu de la longueur du limbe, il ne reste que deux fascicules criblés antérieurs, placés en face des extrémités de l'arc normal. On retrouve cette disposition presque jusqu'au sommet du limbe.

Ces fascicules antérieurs sont toujours la suite de faisceaux normalement placés dans des nervures plus petites; un certain nombre d'entre eux se terminent en pointe aveugle, de haut en bas, dans le péridesme supérieur de la nervure médiane. Ce fait peut être constaté vers l'extrémité supérieure de la feuille.

Pour les autres faisceaux libériens antérieurs, on observe une diminution de volume de haut en bas.

Aucune des nervures latérales ne possède de liber antérieur, même à son point d'insertion sur la nervure médiane.

Dans les feuilles composées digitées de *Vitex Agnus castus* L,

le pétiole commun possède des fascicules libériens médullaires, appliqués contre le bois, dans la concavité d'un arc libéroligneux recourbé.

Les nervures médianes des cinq folioles formant la feuille ont aussi des faisceaux identiques, disposés en leur parcours comme dans les feuilles simples de *Lippia citriodora*. Ils s'étendent également sur presque toute la longueur, même dans les plus petites folioles.

Une feuille relativement jeune de *Verbena officinalis* ne m'a offert aucun îlot criblé antérieur dans la masse de parenchyme, à parois épaisses, placée à la face antérieure du bois. Les feuilles adultes n'en montrent pas, il n'y en a pas trace, même au point de jonction de deux nervures.

## RUBIACÉES.

Les feuilles des espèces arborescentes montrent des faisceaux : soit libériens, soit libéroligneux, placés dans la concavité de l'arc libéroligneux normal du pétiole et des principales nervures.

J'ai suivi le trajet de ces faisceaux dans les feuilles de *Cephælis Ipecacuanha* et de *Cephalanthus occidentalis*.

Chez le *Cephælis Ipecacuanha* Rich., on trouve, sur presque tout le parcours de la nervure médiane du limbe, et dans le pétiole, un arc libéroligneux dont les deux extrémités sont isolées et repliées en dedans. Ces deux faisceaux libéroligneux ainsi isolés correspondent à des faisceaux médullaires. Ils reprennent en partie une situation normale, aux départs des nervures latérales; de la sorte, lorsqu'ils sont près du sommet de la feuille ils sont très réduits, et finissent ainsi par disparaître totalement dans les nervures secondaires. Dès lors, près du sommet du limbe, la nervure médiane est formée d'un arc normal. Toutes les nervures se détachant de la médiane ont une structure normale. Si on suit la course des fascicules antérieurs, en commençant par le sommet de la feuille, ils apparaissent comme formés par les fais-

ceaux de *certaines* nervures latérales ; et à la base du pétiole, ils reprennent place dans l'arc normal, avant son insertion à la tige.

*Cephalanthus occidentalis* L. — Les extrémités de l'arc libéroligneux du pétiole sont recourbées en dedans, et sur leur prolongement se trouvent des îlots de liber (fig. XVII, 17).

Ces faisceaux libériens, placés ainsi contre la face antérieure du bois de l'arc postérieur, reprennent une place normale à la base du pétiole ; dans le limbe, ils proviennent du liber normal des nervures de second ordre, dont une partie se place en situation anormale.

Ainsi, à 15 millimètres du sommet de la feuille, la nervure médiane n'a pas de faisceau libérien antérieur. Voici ce que l'on observe en suivant cette nervure de haut en bas : le liber normal gagne de plus en plus les faces latérales du faisceau, dépasse même les bords de l'arc ligneux. Au point d'adjonction d'une nervure latérale, cette extrémité libérienne passe à la face antérieure du bois (fig. XVIII, 33, 34, 35). Plus bas les mêmes faits se reproduisent, et donnent un nouveau groupe de liber antérieur qui s'accole au premier. Les mêmes changements ont lieu à droite et à gauche de la nervure médiane, et, à 20 millimètres du sommet de la feuille, on a deux faisceaux libériens nettement placés à la face antérieure. Les faisceaux de la feuille ont ainsi l'allure du système libéroligneux foliaire des familles ayant du liber médullaire typique, telles que les **Solanées** et les **Convolvulacées**.

Sur les nervures latérales (de deuxième ordre), à mesure que l'on s'approche de la nervure médiane, on observe que le liber normal entoure de plus en plus l'arc ligneux. Les deux extrémités libériennes se rejoignent en avant du bois, et l'on a un faisceau à double liber.

Lorsqu'une telle nervure latérale se joint à la médiane, une partie de son liber antérieur reste antérieur dans la nervure médiane ainsi accrue ; les parties latérales du liber antérieur reprennent une place normale, ces derniers fascicules, aux deux extrémités de leur parcours, sont dans une situation normale. Il en est de même pour les fascicules criblés antérieurs qui ne redeviennent normaux que dans la base du pétiole.

Chez les *Cinchona*, la feuille possède aussi des faisceaux

médullaires analogues à ceux de l'*Ipeca* et du *Cephalanthus*. M. Goris a figuré un de ces faisceaux (1). M. Lutz (2) m'avait déjà signalé l'existence de ces faisceaux dans un *Cinchona*, et leur raccord avec la zone normale.

Enfin, il est intéressant de rappeler, que M. Baranetzky ([**77**], p. 7) a récemment signalé la présence du liber périmédullaire dans la tige d'une **Rubiacée** : le *Plectronia ventosa*.

## SAPOTACÉES.

**Isonandra gutta** *Hook.* — La tige n'a pas trace de liber médullaire. La feuille ne possède des faisceaux médullaires libériens que dans le pétiole et la nervure médiane et ils y sont très nombreux.

L'étude complète des feuilles montre que tous ces faisceaux criblés médullaires sont une partie anormale du trajet des faisceaux normaux.

La course des faisceaux des nervures latérales, dans cette nervure médiane, rappelle absolument la course des faisceaux foliaires normaux dans la tige des **Campanulacées**; c'est-à-dire, qu'ils se placent normalement et qu'après un certain trajet, ils passent en partie dans la moelle, au point où un faisceau identique s'insère sur l'axe. J'emploie à tort le mot faisceau, pour désigner l'ensemble des tissus libéroligneux, de la nervure médiane, qui se rendent dans une nervure latérale, il n'y a pas de faisceaux distincts.

Par exemple, voici ce que l'on observe dans une feuille de 12 centimètres de longueur. A 2 centimètres du sommet, le système libéroligneux de la nervure médiane est constitué par un arc, dont les extrémités libéroligneuses sont repliées sur la face antérieure.

Plus près du sommet, il n'y a plus qu'un arc libéroligneux postérieur, mais les faisceaux qui étaient aux extré-

(1) Goris et Reimers, *Bull. des Sc. pharmacologiques*, t. III, p. 284, 1901. *Recherches microchimiques sur les quinquina.*

(2) Renseignement oral, inédit.

mités et à la face antérieure de l'arc n'ont point disparu, ils ont pris part à la formation des nervures latérales et ont ainsi pris place dans des arcs libéroligneux normaux.

Au contraire, si on suit la nervure médiane en descendant vers le pétiole. En partant du sommet, on voit le liber déborder peu à peu le bois, sur chaque extrémité de l'arc normal, et se placer insensiblement à l'intérieur d'un arc libéroligneux qui se recourbe de plus en plus (fig. XVIII, 7), de la même façon que chez les **Campanulacées**. Ces changements sont déterminés par la jonction des tissus venant des nervures.

A mesure que les nervures latérales se joignent à la médiane, de nouveaux fascicules libériens passent à la face antérieure, puis dans la moelle, et les extrémités de l'arc libéroligneux se rapprochent, elles finissent par s'unir. A partir de ce point, jusqu'à l'insertion de la feuille sur la tige, le *système libéroligneux* (1) *de la nervure* forme un cercle, aplati sur la face antérieure et renfermant dans son intérieur des faisceaux exclusivement constitués, le plus souvent, par du liber. Le nombre de ces derniers augmente à mesure que les nervures latérales se soudent à la médiane.

Une série de coupes, pratiquée à la jonction d'une de ces nervures, montre les dispositions suivantes : la nervure latérale est formée d'un arc libéroligneux normal, qui en s'approchant de la nervure médiane s'oriente obliquement et se divise en deux parties (fig. XVIII, 10) : une petite, antérieure, et une grande, postérieure. La petite se place à l'extrémité de la bande libéroligneuse antérieure de la nervure médiane, et la grande, à l'extrémité de l'arc postérieur.

La nervure latérale, normale, se place donc normalement dans la nervure médiane. Mais, dans l'angle que cette nervure vient occuper, il y a du bois et du liber provenant d'une nervure latérale plus élevée. Lorsque le système vas-

(1) On voit ici, combien on faciliterait les descriptions, en désignant le système libéroligneux normal d'une nervure par le nom de *méricycle* (par analogie avec la méristèle et le cycle).

culaire de la nervure médiane s'ouvre dans l'angle, pour recevoir la nervure latérale dont nous suivons l'insertion, on voit, dans le bois occupant cet angle, diminuer le nombre des vaisseaux. Ceux qui restent s'écartent, allant, les uns à la face antérieure, les autres dans l'arc postérieur, tandis que le liber qui reste en place se trouve repoussé, pour ainsi dire, dans la moelle, par la nervure qui s'insère en ce point.

Telle est l'origine de la plupart des faisceaux libériens médullaires de la feuille des *Isonandra*, les autres proviennent de la course spéciale des faisceaux vue vers le sommet de la feuille.

Le nombre des faisceaux médullaires est si grand, leur disposition si variable, que je n'ai pu voir si tous rejoignent le liber normal à la base du pétiole, en tous cas il n'en reste aucun dans la moelle au point d'insertion de la feuille sur la tige.

STERCULIÉES.

**Sterculia platanifolia** *L.* — Le pétiole et la nervure médiane possèdent des faisceaux médullaires. Les faisceaux médullaires du pétiole sont très nombreux et petits, à sa base ; ils se réunissent, vers le milieu de sa longueur, en trois groupes, savoir : un arc surmonté de deux autres, symétriques, lui faisant face par leur bois, car ces faisceaux sont cribro-vasculaires.

Dans la nervure médiane, on rencontre, à l'intérieur d'un cercle libéroligneux, des fascicules médullaires presque toujours réduits à du liber. Tous ces faisceaux proviennent sans doute d'une course des faisceaux analogue à celle décrite dans les feuilles d'*Isonandra Gutta* (1).

(1) Les faits rapportés dans la thèse de M. Doussot (*Étude des Sterculiées, Thèse doct. pharmacie*, Paris, 1902), au sujet de la course des faisceaux dans le limbe foliaire, sont en effet conformes à l'opinion ci-dessus, déjà écrite à cette époque. L'auteur fait toutefois une délimitation trop précise entre la moitié antérieure de la nervure latérale et la moitié postérieure de cette nervure. On résume plus exactement sa longue description, en disant :

URTICÉES.

M. Petit [46, p. 18] indique comme un caractère assez général la présence de faisceaux intramédullaires dans le pétiole, il cite en exemple : les pétioles des *Ficus Carica, repens* et *elastica ;* ceux des *Morus alba* et *nigra* ; de l'*Artocarpus integrifolia ;* pour le *Broussonetia papyrifera,* il indique dans le texte (p. 14) des faisceaux libériens médullaires sans bois, et il ne les a pas figurés dans la figure 12, Planche II, représentant le pétiole de cette plante.

Cet auteur ne s'est pas occupé des terminaisons de ces faisceaux médullaires, vers le haut ou le bas du pétiole.

**Ficus elastica** *Roxb.* — Une coupe transversale du pétiole montre des faisceaux criblés, dans un cercle de faisceaux libéroligneux. Le limbe montre de très nombreuses nervures pennées, se détachant de la nervure médiane, et réunies entre elles, près du bord latéral de la feuille, par une nervure marginale.

Cette nervure marginale n'a pas de liber à la face antérieure du bois. Les coupes successives, sur les nervures de deuxième ordre partant de la médiane, montrent, près du bord du limbe, une structure normale ; puis, le liber fait saillie latéralement à l'arc ligneux, se courbe ensuite en avant du bois et finit par constituer le liber de la face antérieure (ou supérieure). Enfin, près de la nervure médiane, les fascicules criblés antérieurs sont accompagnés d'un ou de deux vaisseaux ligneux.

Au point où une des nervures latérales se joint à la médiane, *son liber antérieur reprend place normale dans la*

les deux cercles, qui constituent les nervures médiane et latérale, s'accolent largement, et les deux portions en contact passent dans la moelle et se soudent à l'arc libéroligneux médullaire. A ces détails près, sa description est conforme aux faits généraux de mon travail. M. Doussot fait une erreur, dans la figure schématique, en appelant surnuméraires les faisceaux constituant les bords de la nervure médiane. Si on admet ce terme, c'est à ceux de l'intérieur qu'il faut l'appliquer.

*nervure médiane*, et c'est une partie du liber occupant l'angle latéral du demi-cercle libéroligneux postérieur (normal), qui passe dans la moelle de la nervure médiane.

Dans le pétiole, depuis le limbe jusqu'à la tige, les faisceaux médullaires ne décessent pas de reprendre, les uns après les autres, une place normale. Déjà, à la base du limbe, le cercle libéroligneux de la nervure médiane s'ouvre à la face antérieure, et les faisceaux médullaires se rapprochent du bois des faisceaux postérieurs, puis ils rejoignent une place normale, les uns après les autres, en commençant par les plus latéraux.

Par suite de cette adjonction, les faisceaux du pétiole deviennent presque concentriques. Aucun des faisceaux médullaires ne pénètre dans la moelle de la tige. A l'insertion du pétiole, les faisceaux foliaires sont tous réunis en trois arc libéroligneux qui prennent place dans l'anneau libéroligneux de la tige.

Dans la feuille de **Ficus Carica** *L.* (Figuier doux), on observe une structure très voisine, avec un moindre développement des fascicules médullaires.

A la base du *pétiole*, tous les faisceaux sont réunis en trois groupes, mais il y a quelques rares fascicules libériens antérieurs sur les deux groupes libéroligneux latéraux, aucun de ces fascicules ne pénètre dans la moelle de la tige.

Un peu au-dessus de l'insertion du pétiole à la tige, les faisceaux antérieurs (médullaires) du pétiole sont réunis en *un cercle, placé à l'intérieur d'un arc* de faisceaux libéroligneux.

Plus haut, les faisceaux normaux forment un cercle complet, tandis que les médullaires forment un arc, ouvert sur la face antérieure.

Ces faisceaux criblés médullaires sont accompagnés, soit sur leur face interne, soit sur leurs deux faces, de vaisseaux ligneux d'autant plus nombreux que l'on remonte plus haut dans le pétiole.

Dans le *limbe* palmatilobé, les nervures médianes des

lobes ont toujours du liber médullaire, sur la plus grande partie de leur trajet, liber placé au-dessus d'un arc ou dans un cercle, suivant le niveau examiné.

Au sommet du pétiole, au point où toutes les nervures médianes se réunissent, une partie de leur liber interne rejoint le cercle normal, le restant se continue dans la moelle du pétiole, avec les vaisseaux qui parfois les accompagnaient dans la moelle des nervures.

Suivons une nervure médiane, de haut en bas. Sur environ 2 centimètres, elle est formée par un arc libéroligneux normal ; à cette distance de l'extrémité supérieure, un très petit fascicule libérien, venu d'une nervure latérale normale, devient antérieur sur la nervure médiane. Plus bas, ce liber antérieur est formé de plus nombreux fascicules, puis des fascicules libéroligneux deviennent antérieurs, de la même façon ; le liber antérieur disparaît de haut en bas, les fascicules libéroligneux le remplacent. On a un cercle libéroligneux; lorsqu'une nervure latérale s'y rattache, un fascicule criblé de ce cercle passe dans la moelle. Parfois, le fascicule est cribro-vasculaire. Le nombre des nervures latérales est très grand, aussi le passage du liber normal dans la moelle n'a pas lieu à chaque insertion d'une nervure latérale sur la médiane. Aucune des nervures latérales ne renferme des faisceaux médullaires.

Il existe, dans la structure des nervures secondaires des *Ficus elastica* et *Carica*, une petite différence. Chez le *Ficus elastica*, les nervures secondaires ont des faisceaux libériens antérieurs ; chez le *F. Carica*, le système libéroligneux de ces nervures forme un arc postérieur et une ligne antérieure libéroligneuse qui en relie les deux extrémités. Cette différence montre la similitude qu'il y a entre les fascicules criblés antérieurs et les bandes ou arcs libéroligneux antérieurs.

Le **Ficus bengalensis** *L.* offre une structure identique à celle des feuilles de *Ficus carica* (figuier). Les nervures de second ordre (ou latérales) sont formées, le plus souvent,

d'un cercle libéroligneux dont une portion passera dans la moelle de la nervure médiane. Cependant, une des plus fortes nervures secondaires montre, entre deux faisceaux, une saillie du liber normal s'avançant vers la moelle et s'y isolant en un faisceau.

Le **Broussonetia papyrifera** *Vent.* possède, dans la moelle du pétiole, des faisceaux libériens qui ne pénètrent pas dans la moelle de la tige, mais se prolongent vers le haut dans les trois plus fortes nervures du limbe.

Dans une feuille dont le limbe a 15 centimètres de long, la nervure médiane présente à sa base un arc de faisceaux libéroligneux ; les bords de cet arc se rejoignent presque, en emprisonnant sept faisceaux libériens placés symétriquement (fig. XVIII : 9), mais ne faisant pas vis-à-vis aux faisceaux de l'arc.

A 7 centimètres du sommet du limbe, cette même nervure n'offre aucun îlot libérien médullaire, un seul fascicule de liber se trouve dans l'ouverture de l'arc formé par les faisceaux libéroligneux (fig. XVIII, 8).

Les deux grosses nervures latérales, qui se détachent très obliquement de la médiane à la base du limbe, montrent, vers leur jonction à la médiane, du liber médullaire. Ce dernier fait suite à des fascicules normalement placés, c'est-à-dire que le liber médullaire reprend place normale, soit dans les nervures qui partent de ces deux grosses, soit dans ces nervures elles-mêmes, mais à un niveau plus rapproché des bords du limbe.

Toutes les autres nervures latérales sont normales sur tout leur trajet, quelques-unes ont un arc ligneux entouré presque totalement par le liber.

Dans le *pétiole*, les faisceaux médullaires diminuent, en volume et en nombre, du sommet à la base. Ces faisceaux libériens très nettement médullaires sont des trajets de faisceaux criblés normaux, ils passent de leur situation normale à leur situation anormale, et réciproquement, par une marche identique à celle que j'ai déjà décrite plusieurs fois.

*Résumé.* — Les faisceaux péridesmiques antérieurs et médullaires, libériens ou libéroligneux, des feuilles d'*Urticacées*, se terminent toujours, vers le haut, dans des petites nervures à structure normale. Vers la base du pétiole, ils reprennent presque tous une place normale.

Les faisceaux libéroligneux antérieurs sont comparables aux faisceaux médullaires et aux fascicules libériens antérieurs.

Dans l'*Erodium ciconium*, le pétiole offre quatre faisceaux : deux latéraux et deux opposés par le bois, médians, l'un postérieur, l'autre antérieur (fig. XXII, 57). Les deux latéraux se rendent aux deux lobes inférieurs de la feuille.

Des deux restants : le médian antérieur se divise en deux faisceaux, qui se rendent dans d'autres nervures latérales, tout comme des faisceaux libériens antérieurs dits liber interne.

*Hedera Helix* L. — *Dans le limbe*, cinq grosses nervures ne se réunissent qu'en haut du pétiole. Très près du sommet, un arc postérieur libéroligneux forme la nervure médiane. En descendant, cet arc se courbe de plus en plus. Ses extrémités libériennes se recourbent en avant du bois (fig. XVIII, 11, 12, 13 et 14). Puis, elles s'isolent, entraînant avec elles un peu de bois. On a ainsi deux faisceaux libéroligneux antérieurs. Plus bas, au point où deux autres nervures s'unissent à la médiane, les deux faisceaux antérieurs se réunissent en un seul. Le processus est le même que celui par lequel nous avons vu, dans d'autres familles, le liber normal des petites nervures se placer à la face antérieure de l'arc normal. Des cinq nervures principales, il n'y a que les trois plus grosses qui offrent cette disposition.

*Dans le pétiole*, on a un arc de faisceaux ayant chacun la forme d'un demi-cercle, le liber ayant tendance à entourer le bois.

A la base du pétiole, les deux faisceaux situés aux extrémités de l'arc se recourbent vers la moelle et, dans certains échantillons seulement, arrivent à former deux faisceaux libéroligneux médullaires, profondément enfoncés dans l'arc formé par les autres faisceaux.

Dans les *Acer* et les *Platanus*, les extrémités des nervures offrent une disposition analogue à celle trouvée dans le Lierre.

## CAPRIFOLIACÉES.

**Viburnum Opulus** *L.* — Suivant la taille de la feuille, il y

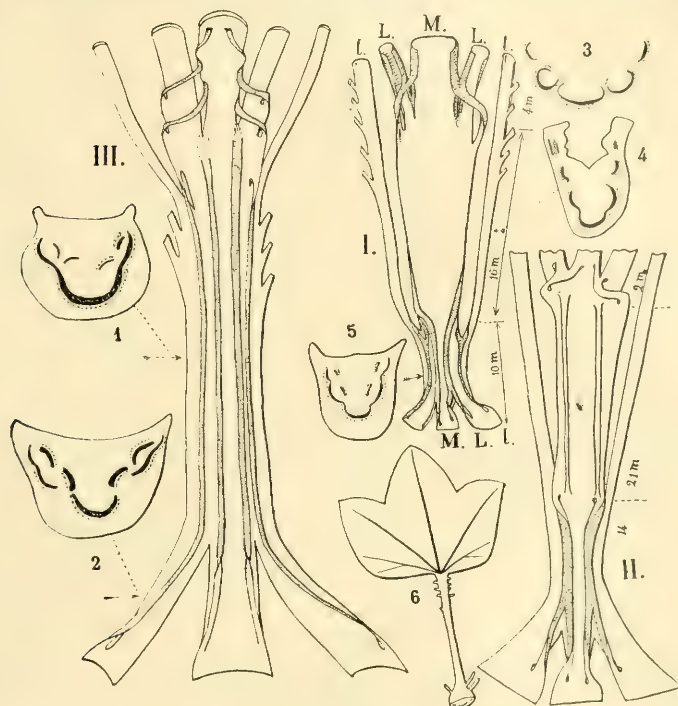



Fig. XIX

*Viburnum Opulus.* — 6. Feuille entière montrant les cinq nervures qui correspondent aux cinq groupes libéroligneux visibles en haut des figures I, II, III, et de IV, V et VI de la planche XX. — I, II et III. Représentation dans l'espace de la disposition du système libéroligneux dans des pétioles du *Viburnum Opulus*, reconstitués à l'aide de séries continues de coupes transversales. — 1, 2, 3, 4 et 5. Sections transversales aux niveaux indiqués par les flèches.

*Nota.* — Les faisceaux antérieurs sont marqués de pointillé, car ils présentent leur face libérienne ou antérieure. — M. Faisceau de la nervure médiane. — L et *l*. Faisceaux des nervures latérales. Les plus latéraux *l* reçoivent les systèmes conducteurs de folioles réduites à des nectaires.

a de notables différences dans la complexité des fascicules à trajet antérieur.

Dans le **limbe** même, les trois principales nervures de ces feuilles digitinervées possèdent des fascicules antérieurs réduits souvent à du liber.

Parfois, la nervure médiane seule en possède, et cet îlot

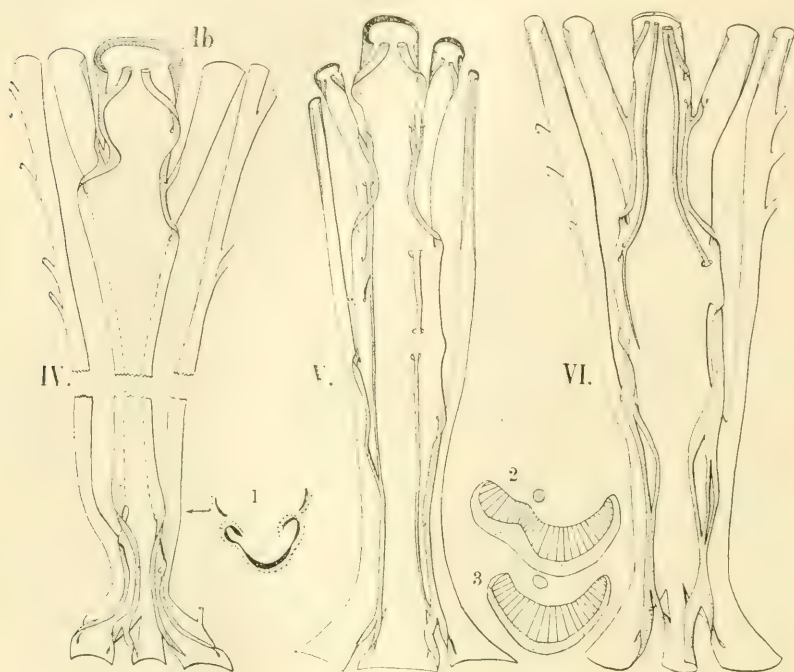



Fig. XX

Mêmes explications générales que pour la figure XIX. — 2 et 3. Nervure médiane au-dessous du point de réunion avec une nervure de second ordre : le fascicule libérien antérieur n'existait pas au-dessus de la réunion des nervures.

libérien antérieur donne au faisceau l'aspect d'une nervure de **Solanées**. Lorsqu'il y a un seul faisceau antérieur à la base de la nervure médiane, le plus souvent, il se bifurque en montant et chaque moitié gagne les extrémités de l'arc normal. Par suite de cette dernière situation, ces faisceaux accompliront encore un ou plusieurs trajets antérieurs, vers les jonctions des nervures.

C'est un exemple, où l'on peut facilement constater que

le liber antérieur paraît à la jonction de deux nervures (fig. XX, 2 et 3).

Dans le **pétiole**, voici ce que l'on observe d'une façon *constante*. Au sommet, sur les cinq faisceaux libéroligneux en arc, qui viennent des cinq nervures, les trois du milieu s'unissent toujours de suite, et les extrémités en contact passent à la face antérieure (fig. XIX, 3; fig. XXI). Elles y forment deux faisceaux libéroligneux qui, après un assez court trajet, vont se souder chacun à une extrémité de l'arc total. Chaque fascicule n'a donc pas regagné sa place primitive : détaché à droite du faisceau L, il se replace à sa gauche, ou réciproquement.

Vers le milieu de la longueur du pétiole, il n'y a souvent qu'un arc normal médian avec deux faisceaux latéraux isolés. Ces deux faisceaux latéraux reçoivent des fascicules venant de petits lobules charnus, placés le long du pétiole et correspondant à des lobes de feuilles composées (1). Dans les feuilles plus amples, des faisceaux antérieurs (ou médullaires) se détachent des bords de l'arc médian, ou des points de jonction des latéraux L au médian M; ces faisceaux, anormalement placés et à orientation inverse, peuvent retourner rapidement en situation normale, ou ne s'y replacer qu'à la base du pétiole.

La partie inférieure du pétiole forme une gaine renflée, plus ou moins allongée, en s'atténuant, vers la feuille. Le plus souvent, les petits faisceaux latéraux *l* ne se réunissent aux autres qu'en ce point; toutefois, cela est très variable. Mais lors de cette jonction, *les bords de l'arc médian passent toujours à la face antérieure de l'arc total.*

A la base du pétiole, les faisceaux sont toujours réunis en trois groupes qui entrent dans la tige; le médian est toujours formé par la suite du faisceaux de la nervure médiane du limbe. Chacun des deux latéraux est formé par l'union de

(1) Cette étude était déjà rédigée lorsque parut, en 1903, le travail de M. Thouvenin (*Revue générale de Botanique*).

deux faisceaux L et *l*, suite des faisceaux formant les nervures latérales du limbe.

En ce point, les faisceaux antérieurs se comportent d'une façon *inconstante*, le plus souvent chacun se divise en deux,

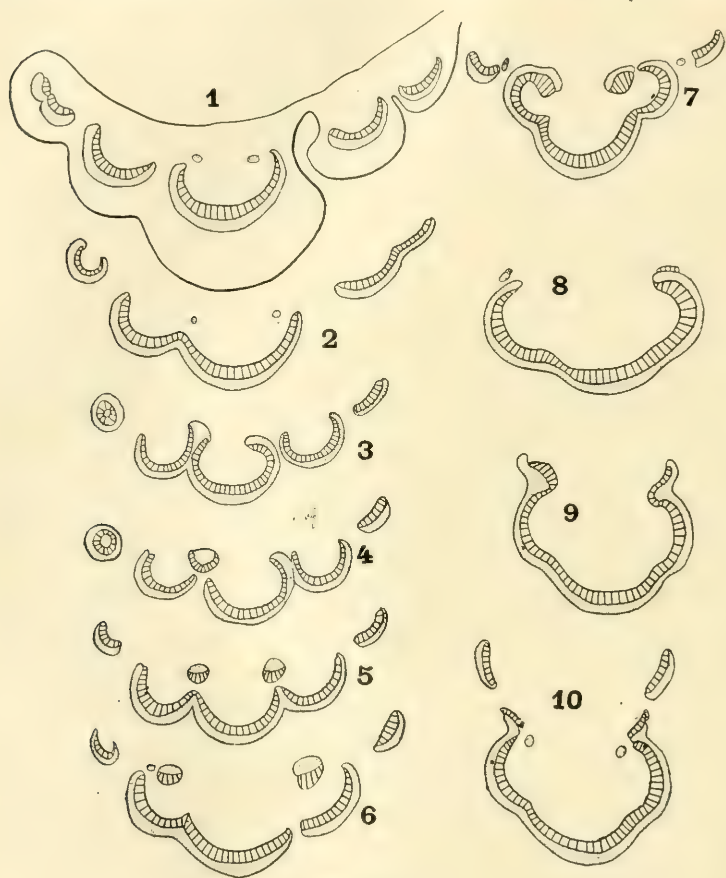



Fig. XXI

Coupes transversales du système libéroligneux d'un pétiole de *Viburnum Opulus*. — 1. A la jonction des cinq nervures principales du limbe.

et chaque partie va se souder à un des faisceaux voisins (M et L + *l*).

Il y a en cela des différences énormes. Dans certaines feuilles, les faisceaux antérieurs vont former les parties les

plus latérales des deux faisceaux latéraux ; alors que dans la plupart des cas, ainsi que le montrent les figures ci-contre, faites avec précision d'après des séries complètes de coupes transversales, ces faisceaux antérieurs reprennent la place qu'ils occupaient au sommet du pétiole.

En examinant et en comparant les schémas exacts des figures XIX et XX, on observera bien d'autres faits de détail, dont l'explication serait trop longue.

On voit que la présence des faisceaux antérieurs n'est pas constante sur la section transversale faite au milieu du pétiole.

Des feuilles de même taille offrent une course de faisceaux assez différente en certains points. Cette variabilité montre la difficulté de l'étude du développement de ces structures. Car, une feuille étudiée à un stade de son développement, ne serait jamais devenue, ou n'a jamais été, semblable à celles étudiées pour les stades postérieurs ou pour les précédents. Mais ceci est particulier, il est des feuilles, comme celles d'*Æsculus*, où la présence constante de faisceaux médullaires, à un certain niveau, permet une étude assez précise du développement de ces tissus.

Dans le *Virburnum Lantana* L, le pétiole est sans faisceaux antérieurs, mais la nervure médiane montre des petits fascicules libériens antérieurs, provenant du liber normal par le processus général déjà décrit.

Les feuilles de *Lonicera tatarica* L., de *Sambucus Ebulus* L. ne montrent pas trace de faisceaux médullaires.

Aucune tige à liber interne n'est signalée dans cette famille.

## COMPOSÉES.

Outre un certain nombre de **Liguliflores** et le *Dahlia imperialis*, dont la tige renferme toujours des faisceaux médullaires, de nombreuses **Composées** montrent des ébauches de ces formations. Déjà, HILDEBRANDT (1) a décrit des fas-

(1) *Beitr. Senecionidæ*, 1887, *Marburg.*

cicules criblés dans la moelle de la tige d'*Helenium californicum*.

Très souvent, chez les espèces à tiges très robustes, à la face interne des faisceaux foliaires, au point où ils se séparent du cercle de la tige, on trouve des fascicules libériens, formant parfois un cercle complet avec le liber du faisceau foliaire.

Cette disposition se trouve chez presque toutes les *Carduinées* (*Cardus*, *Cirsium oleraceum*, *Kentrophyllum lanatum* DC., *Alfredia Solenopis*), et *Vernonia præalta* Wild, *Cardopathium corymbosum Pas*, *Venidium calendulaceum* Less., *Carlina vulgaris* L., *C. acaulis*, *Actinomeris alternifolia*, *Inula Helenium*, *Biota corymbosa*, etc.

Dans les *Senecio Jacobæa* et *S. erucæfolium*, les faisceaux foliaires latéraux, pendant leur trajet dans l'écorce de la tige, ont des faisceaux libériens antérieurs. Le *S. paludosus* en montre de nombreux. Le *Lappa major* en montre sur les traces foliaires médianes et latérales.

Lors de l'insertion des trois traces foliaires dans le cercle normal, les faisceaux antérieurs se placent également sur ce cercle, entre les faisceaux plus volumineux. En ces points, ils se différencient aux dépens du péricycle ou de l'assise sous-péricyclique, ce sont les faisceaux primaires tardifs de M. Léger.

*Exceptionnellement*, le liber antérieur peut rester à la face interne du faisceaux foliaire lorsque ce dernier se place dans le cercle normal de la tige. Ainsi, j'en ai rencontré sous un nœud de *Balduina multiflora*, il se reliait au liber normal, à un autre niveau. D'autres nœuds n'en montraient point. Ce fait exceptionnel devient plus fréquent. Dans les tiges d'*Actinomeris alternifolia*, les faisceaux corticaux sont concentriques par leur liber ; lors de leur insertion dans le cercle normal de la tige, quelques fascicules antérieurs restent à la face interne et deviennent ainsi périmédullaires dans la tige. Kruch a décrit, dans la tige de quelques **Liguliflores**, des faisceaux médullaires, réduits à quelques fascicules criblés,

placés en face des faisceaux foliaires, vers leur sortie dans la feuille.

Dans le *Cirsium rivulare*, les faisceaux foliaires, pourvus de liber antérieur, demeurent dans l'écorce de la tige sur un long trajet.

Dans les feuilles, les faisceaux libériens (ou libéroligneux) antérieurs restent en cette situation sur un trajet parfois très long.

En outre, il y a des dispositions très irrégulières dans les pétioles et les grosses nervures des feuilles de *Cinara* et de très nombreuses **Carduées** et **Carlinées**. Il y a des faisceaux libéroligneux soudés à la face antérieure des autres qui eux-mêmes sont en ordre très irrégulier.

Dans les feuilles radicales de *Silphium perfoliatum*, on trouve deux petits fascicules libéroligneux, opposés au faisceau médian postérieur, et accolés au sclérenchyme qui entoure son bois primaire. En avant de ce groupe, il y a en outre un autre faisceau dont le liber est totalement entouré de bois, ce dernier étant moins abondant sur la face postérieure.

Toujours ces faisceaux anormalement placés sont la suite de faisceaux ou de parties de faisceaux normalement placés.

Grignon avait déjà décrit avec précision le parcours des faisceaux antérieurs de ces feuilles [**28**, p. 65]; pour lui, ils provenaient des parties latérales des faisceaux qui, peu à peu, de haut en bas, contournent la partie médiane et arrivent à lui faire face. Et cela, non seulement chez les **Liguliflores** à tige anormale, mais aussi dans les feuilles de celles qui, comme les *Cichorium*, n'ont pas de faisceaux médullaires dans leur tige. Je ne puis que partager cette conclusion, mais sans lui donner aucune interprétation génétique.

De ces faits, il faut rapprocher la présence de fascicules criblés, tout autour du bois des faisceaux de certains pédoncules floraux. Je l'ai observée près du capitule des *Gaillardia Drummondii* et *pulchella* (1) et du *Chrysanthemum coronarium*.

(1) Les feuilles de *Gaillardia pulchella* possèdent, à leur base, deux fascicules criblés antérieurs.

*Valeriana Phu* L. — A un certain niveau du pétiole, on trouve des fascicules libéroligneux antérieurs, placés chacun au-dessus d'un faisceau foliaire principal. Ils ont chacun une ou deux trachées, leur orientation est inverse. En remontant le pétiole, ils deviennent plus volumineux, le nombre de leurs vaisseaux ligneux et celui de leurs éléments libériens augmentent, ils accomplissent peu à peu une rotation qui les amène dans une situation normale. Ils forment alors : soit un petit faisceau isolé, intercalé entre les gros, soit un côté du faisceau dont ils occupaient plus bas la face antérieure.

*Faisceaux médullaires de la feuille formés surtout d'éléments cribro-vasculaires.*

**Tilia sylvestris** *Desf.* — On sait déjà [44] qu'il existe des faisceaux libéroligneux dans la moelle du pétiole. Ces faisceaux, parfois libériens, changent de situation réciproque et de forme, dans la longueur d'un même pétiole. Ils regagnent le cercle normal, à la base du pétiole et à la base du limbe. En ce dernier point, ils ne le font pas tous et quelques-uns se poursuivent à la face antérieure de l'arc libéroligneux des principales nervures, ou même dans la moelle de la nervure médiane. Plus haut, ils entrent dans la constitution de petites nervures normalement orientées. La nervure médiane comporte, sur une grande longueur : un arc libéroligneux antérieur inverse, ne touchant pas les bords de l'arc postérieur, et un faisceau libéroligneux médullaire à orientation directe. Ce dernier ne prend part à la formation des nervures qu'après l'épuisement de l'arc antérieur.

SAPINDACÉES.

*Acérinées.* — On sait que le pétiole des *Acer* offre des faisceaux médullaires, dont la disposition et l'orientation

sont variables : d'un niveau à l'autre dans la même feuille, et d'une feuille à l'autre suivant leur taille.

Dans l'**Acer pseudo-Platanus**, les faisceaux médullaires sont libéroligneux et se prolongent dans le limbe, en cette situation.

Le *pétiole* des plus larges feuilles montre dans sa moelle un arc, surmonté d'un plus petit, ayant tous deux leur bois tourné en avant. Dans d'autres pétioles, il n'y a qu'un arc interne. D'autres encore ont montré un très petit nombre de fascicules médullaires.

Ainsi, sur quatre feuilles d'une pousse d'automne, toutes offrent au milieu du pétiole un ou trois faisceaux libéroligneux médullaires très petits. Vers le bas, un peu au-dessus de la gaine du pétiole, ces faisceaux, souvent réduits à du liber, reprennent place normale.

Une fois, le seul faisceau médullaire se replace sur le côté latéral du plus gros faisceau antérieur médian. Une autre fois, les faisceaux de la moelle rejoignent le liber, au milieu même d'un unique faisceau libéroligneux antérieur. Dans un autre pétiole, ayant trois faisceaux médullaires : l'un médian, libéroligneux, se divise en deux et rejoint le faisceau antérieur médian. Les deux autres, uniquement libériens à ce niveau, rejoignent les faisceaux antérieurs latéraux (fig. XXII, 3 et 4).

Une grande feuille de ce même arbre montre au milieu du pétiole (fig. n° 5) trois faisceaux médullaires en arc, dont le médian est concentrique avec liber central.

Il y a donc une grande variabilité dans l'aspect de la coupe du pétiole, mais le retour des faisceaux médullaires dans la corde libéroligneuse antérieure est un fait constant.

La *nervure médiane et les grosses nervures digitées* ont aussi un aspect variable. Vers la base, elles sont formées de faisceaux libéroligneux placés sur un demi-cercle fermé par une bande antérieure. Dans une grande feuille, deux faisceaux médullaires libéroligneux, se faisant vis-à-vis par leur bois, étaient placés l'un au-dessus de l'autre. Dans une plus petite, il y avait simplement du liber médullaire, appliqué contre le faisceau libéroligneux formant la fermeture du demi-cercle postérieur.

*Quelle est la terminaison supérieure des faisceaux médullaires et des faisceaux antérieurs ?*

Vers le sommet, la nervure médiane est formée d'un arc de cercle libéroligneux ; plus bas (à 12 millimètres du sommet pour une feuille), une partie de son liber passe à la face antérieure, lors de la jonction d'une nervure latérale.

Dans une autre feuille, le même fait se reproduit, mais l'un des faisceaux antérieurs provient des bords de l'arc normal, tandis que l'autre se termine en pointe aveugle, *de bas en haut*, au milieu d'un petit îlot de sclérenchyme.

Quant aux faisceaux médullaires, ils proviennent des faces latérales du cercle formé par la nervure. A un certain niveau (fig. XXII : 6, 7 et 8), on voit un cercle de faisceaux libéroligneux, auquel s'adjoignent, à droite et à gauche, deux nervures formées d'un cercle. Les parties formant les flancs du cercle médian, et qui proviennent de nervures plus élevées, se trouvent ainsi dans la moelle et s'y soudent à un faisceau médullaire qui existait déjà dans la nervure médiane. Ainsi les faisceaux libéroligneux normaux deviennent médullaires, de haut en bas, d'une façon identique à celle déjà vue pour les faisceaux libériens médullaires de la feuille d'*Isonandra Gutta*. Il en est de même pour la plupart des faisceaux antérieurs.

**Acer platanoides** *L.* — Sur cinq feuilles examinées, conformément à l'observation de de Candolle (Casimir) [**21**, p. 437], le pétiole n'a jamais de faisceaux médullaires en son milieu ou à sa base. Sept grandes nervures se réunissent en haut du pétiole; *toutes* sont formées d'un cercle libéroligneux, aplati en avant et formé de quatre faisceaux libéroligneux (fig. XXII, 12) : l'un antérieur plan, et trois postérieurs formant un arc.

Comme variations, on remarque : plus ou moins de bois au faisceau antérieur et distinction plus ou moins nette de deux petits faisceaux aux angles.

Ces sept nervures se rapprochant et se soudant (fig. 9), les faisceaux latéraux de chaque nervure, sauf ceux du côté extérieur des nervures extrêmes, se trouvent dans la moelle. Moelle limitée par le cercle de faisceaux du sommet du

pétiole. Ces faisceaux y forment une bande médullaire rapprochée de la bande antérieure et dont chaque moitié latérale va, assez rapidement, reprendre place normale à l'angle du système fibro-vasculaire du pétiole (fig. XXII : 10 et 11).

Ces faisceaux n'ont donc qu'un court trajet médullaire. A partir de 1 centimètre ou 1 centimètre et demi sous le limbe, jusqu'à la tige, le pétiole possède un arc postérieur de faisceaux et une bande libéroligneuse antérieure, sans aucun faisceau médullaire, même dans les feuilles les plus grandes.

Vers leurs extrémités supérieures, les nervures principales sont formées d'un simple arc postérieur libéroligneux entouré de fibres. En suivant ces nervures vers le bas, par suite de l'adjonction de petites nervures, le liber déborde latéralement le bois et s'isole successivement de chaque côté en un fascicule, qui devient antérieur, lors de l'adjonction d'une nervure latérale.

Cependant, un petit fascicule criblé antérieur reste isolé dans le *massif scléreux* et se perd, de *bas en haut*, en place anormale.

**Acer monspessulanum** *L.* — Le pétiole et le limbe n'ont aucun faisceau médullaire. Même dans la gaine du pétiole, ou à son sommet, aucun faisceau ne traverse la moelle.

Les feuilles examinées sont assez petites : 9 centimètres dont 4 pour le pétiole. Dans ce dernier, on a un cercle formé d'un nombre pair de faisceaux libéroligneux.

*Résumé.* — Les faisceaux médullaires des *Acer* sont des trajets partiels et anormaux de faisceaux normaux. Les faisceaux antérieurs du cercle de faisceaux se terminent pour la plupart dans des petites nervures en arc normal.

Tout à fait au sommet des grosses nervures, un certain nombre de faisceaux antérieurs libériens se terminent en position antérieure anormale. Mais les faisceaux libéroligneux antérieurs, rencontrés plus bas, se terminent tous dans les nervures latérales (ou de second ordre).

**Æsculus hippocastanum** *L.* — Les faisceaux médullaires existent dans le pétiole et les nervures médianes des folioles, mais aucune des nervures se détachant de la médiane n'en possède.

Dans les cinq folioles, la nervure médiane possède à sa base deux faisceaux médullaires, dont le bois est tourné vers la face antérieure de la feuille. La nervure de la grande foliole médiane en possède deux concentriques avec bois périphérique.

De bas en haut, le cercle libéroligneux de chaque nervure médiane forme successivement les nervures secondaires. Quelques branches libériennes et libéroligneuses partent des faisceaux médullaires et prennent part à la formation de ces nervures qui n'en possèdent point. Elles y prennent part : soit directement au sortir de la moelle, soit en passant d'abord dans le cercle de la nervure médiane. Les faisceaux médullaires s'épuisent donc de bas en haut, les derniers fascicules restants passent dans les nervures latérales, et la nervure médiane n'a plus de faisceaux médullaires (cela arrive à 6 centimètres du sommet, pour la grande foliole médiane examinée). Les faisceaux antérieurs *doivent* disparaître aussi, en formant des nervures latérales.

*Au sommet du pétiole*, au point de réunion des cinq folioles, la course des faisceaux est assez complexe.

Vers la base de la foliole médiane, il y a des anastomoses multiples entre le faisceau médullaire et les faisceaux du cercle, il reste deux faisceaux médullaires concentriques. Plus bas, une partie des faisceaux des deux folioles latérales voisines passent dans la moelle du pétiole, quelques-uns de ces faisceaux reprennent rapidement place normale dans la partie antérieure du cercle de faisceaux. Enfin, au point de jonction des deux autres plus petites folioles, les faisceaux médullaires de ces dernières passent dans la moelle et s'anastomosent avec les faisceaux médullaires venant des autres folioles.

De ce réseau médullaire, sortent vers le bas cinq faisceaux concentriques à liber central (fig. XVII : 25), que l'on trouve au sommet du pétiole. En suivant le pétiole de haut

en bas, on remarque des changements, dans la forme et la situation des faisceaux médullaires. Au milieu de la longueur du pétiole, ils sont tous réunis en un seul courbé en arc de cercle ayant du bois sur ses deux faces (fig. XVII : 26, 27).

Dans la moitié inférieure du pétiole, il se divise ; et à la base, il n'y a que trois faisceaux médullaires, dont un très petit exclusivement libérien (fig. XVII : 28, 29). A la base de la gaine, tous les faisceaux antérieurs et médullaires ont repris place normale, en se fusionnant en partie avec ceux de l'arc postérieur.

**Ailanthus glandulosa** *Desf.* — Aux divers niveaux des folioles, de leurs pétioles et du rachis commun, les feuilles offrent un système médullaire, qui devient de plus en plus complexe en s'approchant de la tige, et dont le maximum se trouve sous l'insertion des folioles les plus inférieures.

De haut en bas, on trouve : dans la nervure médiane des folioles, un arc normal auquel s'ajoutent plus bas deux faisceaux antérieurs libériens, puis des faisceaux antérieurs libéroligneux. Plus bas, il y a une bande antérieure inverse ne touchant pas les bords de l'arc postérieur, deux îlots criblés sont dans la moelle, en face de ces ouvertures (fig. XVII, 20). Dans le pétiole, il y a un arc libéroligneux médullaire dans un cercle. Dans le rachis, il y a un arc médullaire ; puis un cercle, puis enfin, un arc de trois faisceaux, dans ce cercle médullaire qui est formé de faisceaux plus espacés entre eux que ceux du cercle périphérique.

**Platanus orientalis** *L.* — Le pétiole du *Platanus occidentalis*, décrit et figuré par M. Petit [46, p. 34], offre une grande complexité. Celui du *P. orientalis* est presque entièrement semblable, à quelques détails près. Certains faisceaux libéroligneux ont un trajet médullaire parfois assez court, sans aucune symétrie par rapport au plan de symétrie idéal du pétiole. A la caractéristique, on a deux

cercles libéroligneux superposés, mais aplatis d'avant en arrière.

Le parcours des faisceaux dans les nervures du limbe digitinervé fera comprendre cette disposition.

Chacune des nervures principales, y compris la médiane du lobe médian, est formée, à son extrémité supérieure, par un arc de cercle, normal sur une longueur d'un centimètre environ.

Sur la nervure la plus médiane (fig. XXII, 21 et 22), le liber proémine sur les côtés de l'arc ligneux; et à 15 millimètres du sommet, on trouve deux fascicules libériens antérieurs, placés en face des extrémités du bois d'un arc normal postérieur formé de deux groupes libéroligneux.

Les deux faisceaux antérieurs qui se trouvent à 30 millimètres du sommet sont libéroligneux; avec les postérieurs plus volumineux, ils forment un cercle.

Sur une nervure médiane d'un lobe latéral, la structure normale, en arc postérieur, ne s'étend pas au delà d'un centimètre environ du sommet.

Des deux faisceaux antérieurs que l'on trouve au-dessous de ce niveau: l'un provient d'une nervure latérale, qui devient ainsi totalement et directement antérieure, l'autre provient de l'extrémité latérale de l'arc normal, qui, peu à peu, se recourbe à la face antérieure de cet arc normal.

C'est en suivant les nervures avec le plus grand soin, que j'ai vu le faisceau antérieur former une nervure latérale normale. Les nervures latérales s'insérant à angle droit, il aurait suffi de la perte d'une seule coupe, ou de la détérioration, sur une faible épaisseur, de la surface à sectionner, pour faire croire que ce faisceau antérieur se terminait ainsi sans aboutissant vers le haut, car une seule coupe montre le départ de ce fascicule.

Je remarque encore que les faisceaux antérieurs paraissent uniquement libériens, et viennent pourtant de nervures latérales qui sont libéroligneuses; mais en coupe transversale, leur bois est peu caractéristique, et il se confond, dans la nervure principale, avec le sclérenchyme qui entoure cette dernière.

*Quelle est l'origine du double cercle de la caractéristique?*

Pour former un faisceau antérieur, la nervure latérale ci-

dessus prenait une disposition inverse (bois postérieur). Plus bas, sur la nervure médiane principale, les petites nervures latérales se placent au-dessus du cercle libéroligneux, sans changement d'orientation (liber postérieur et bois antérieur).

Les nervures latérales plus fortes, dont les faisceaux sont disposés sur un cercle, s'ajoutent latéralement à la nervure médiane, de façon à agrandir le cercle inférieur de faisceaux, sans changer la forme générale, qui est celle d'un cercle surmonté d'une bande transversale libéroligneuse.

A dix centimètres du sommet, même disposition (fig. XXII, 23). A douze, par suite de l'adjonction de deux petites nervures, qui se placent de chaque côté des faisceaux les plus antérieurs, la partie antérieure du cercle devient pour ainsi dire médullaire. De nouveaux faisceaux s'ajoutent au-dessus de la bande antérieure et la transforment en cercle (fig. XXII, 24-25). A ce niveau, les nervures qui se rattachent à celle-ci s'ajoutent parfois entièrement au cercle antérieur qui grandit de la sorte.

Et ainsi, toutes les grandes nervures principales se détachant du pétiole offrent, à leur base, deux cercles superposés de faisceaux libéroligneux, l'un antérieur, l'autre postérieur. Les deux cercles peuvent ne pas être entièrement formés, en tous cas, près du pétiole, l'union de trois nervures médianes, puis de deux ou quatre autres, donne dans le pétiole un ensemble formant deux cercles superposés, dont l'antérieur se plisse, devient très irrégulier et à peine reconnaissable.

Ce cercle antérieur contribue à agrandir le postérieur, et forme lui-même, très irrégulièrement, deux à trois cercles antérieurs. Toutefois, si ces dispositions se trouvent dans la moitié supérieure et dans la moitié inférieure du pétiole, au milieu on retrouve deux cercles, l'un antérieur, très petit, l'autre postérieur, qui renferme quelques faisceaux formant un V renversé à liber intérieur (fig. XXII, 63).

Le *Platanus* nous a offert des faisceaux plus antérieurs

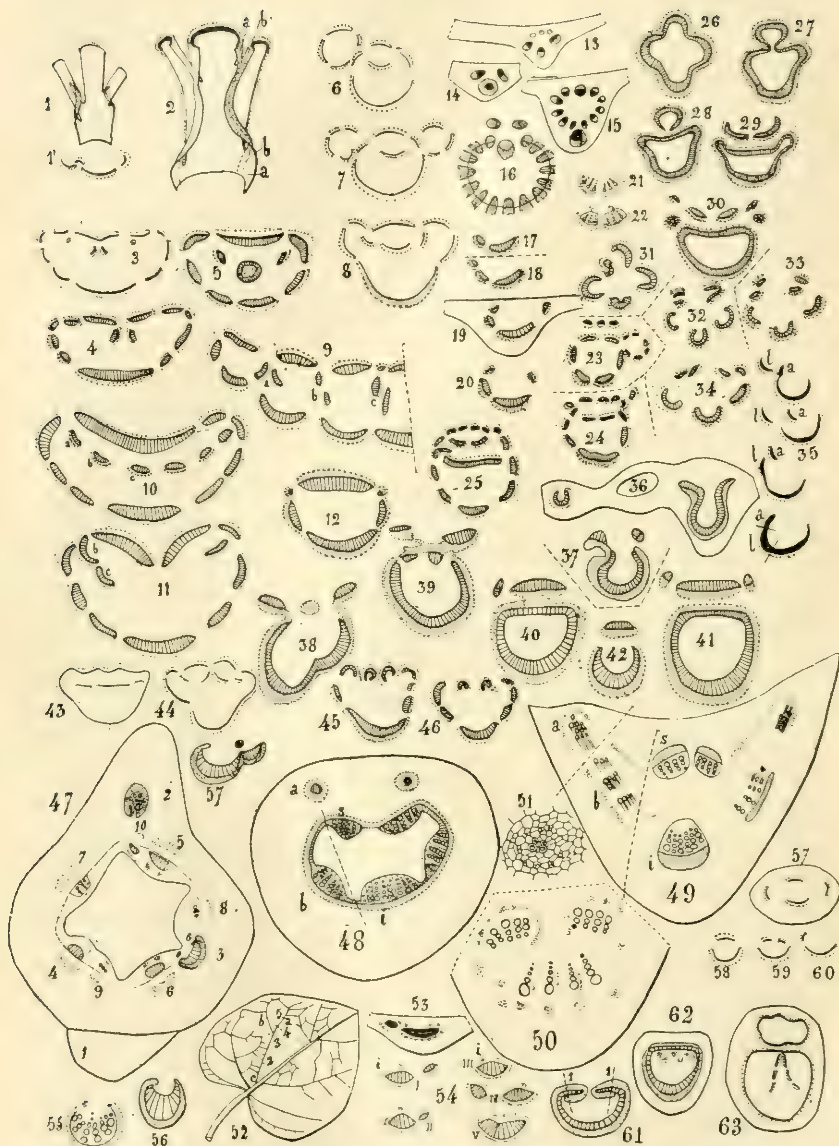



Fig. XXII

Le trait plein représente le bois, et le pointillé figure le liber. — 1. *Philadelphus coronarius* L. Schéma de la disposition des faisceaux au sommet du pétiole. 1'. Section au niveau indiqué par le trait latéral de la figure 1. — 2. *Syringa vulgaris*. Reconstitution, dans l'espace, de la course des faisceaux antérieurs du pétiole. Les faisceaux *a* et *b* s'unissent et se replacent normale-

que ceux de la partie antérieure du cercle libéroligneux. M. DE CANDOLLE (CASIMIR) appelle *intracorticaux* de tels faisceaux. Nous verrons que ces faisceaux sont aussi la suite de faisceaux normalement placés en d'autres points. Si M. DE CANDOLLE a dit, pour ceux du pétiole de *Juglans regia*, qu'ils ne se prolongent pas dans le limbe, il ne faut pas prendre sa phrase dans un sens absolu, l'auteur a voulu dire qu'il n'y avait pas de faisceaux intracorticaux dans le limbe. M. PETIT, qui a étudié la jonction des folioles et du rachis, a vu au contraire : que les faisceaux les plus antérieurs du rachis se rendent dans les nervures, mais y occupent une autre situa-

ment, vers la base du pétiole, mais dans un ordre différent par rapport au plan de symétrie foliaire. — 3 à 8. *Acer pseudo-Platanus.* 3 et 4, retour des faisceaux médullaires dans le cercle libéroligneux de la base du pétiole. — 5, système libéroligneux, au milieu de la longueur du pétiole. 6, 7 et 8, dans le limbe, jonction de deux nervures latérales à la nervure médiane. — 9 à 12. *Acer platanoides.* 9, 10 et 11, coupes à divers niveaux, dans le haut du pétiole, montrant l'union des nervures principales et le parcours médullaire de certains faisceaux du cercle libéroligneux du pétiole. — 12. Nervure principale à la base du limbe. — 13, 14 et 15. Nervure médiane d'une foliole de *Juglans regia* L. coupée transversalement à divers niveaux. — 16. Pétiole d'une grande foliole de *Juglans regia* L. — 17 à 20. *Platanus orientalis* L. Nervure principale d'un lobe latéral de la feuille, montrant la formation d'un cercle libéroligneux par adjonction des nervures latérales. — 21 et 22. *P. orientalis* L. Nervure médiane à 10 et à 15 millimètres de son sommet. — 23. Id. à 10 centimètres du sommet du limbe. — 24. Id. à 22 centimètres du sommet. — 25. *P. orientalis* L. Une nervure principale, à la base du limbe. — 26 à 30. Pétiole de *Corylus Avellana* L. en montant du milieu au sommet. — 31 à 34. Id. Coupes transversales, du système libéroligneux, se suivant de haut en bas, à la base du pétiole. — 35. Nervure médiane près du sommet d'une feuille de *Corylus Avellana* L. : jonction d'une nervure latéral *l*, le bord *a* forme un fascicule antérieur qui reprend place normale. — 36 à 41. *C. Avellana.* Jonction d'une grosse nervure latérale à la médiane, et formation de l'arc libéroligneux antérieur et des faisceaux antérieurs intra-corticaux. — 42. Faisceaux formant une forte nervure latérale de *C. Avellana.* — 43 à 46. *Quercus sessiliflora* Sm. Retour des faisceaux médullaires dans l'arc antérieur, coupes en ordre basipète. — 47. Jeune tige de *Daphne Mezereum* L. — 48, 49 et 50. *Croton pungens.* Changements dans la disposition des faisceaux à la base du pétiole avant son insertion à la tige. — 51. Un des petits faisceaux *a* de la figure 48. — 52. Feuille d'*Ipomea purpurea.* — 53. Nervure médiane de cette feuille, à 5 millimètres du sommet du limbe. — 54. Jonction des nervures *a* et *b* de la figure 51. — 55. *Chlora perfoliata.* Nervure médiane, au milieu de la longueur de la feuille. — 56 et 57'. Nervure médiane de *Gentiana septemfida* Pall, à deux niveaux différents. — 57. Nervure médiane d'*Erodium ciconium*, à la base du limbe. — 58. La même après le départ des faisceaux latéraux. — 59 et 60. La même, encore plus proche du sommet du limbe. — 61. Base du pétiole de *Campanula bononiensis*, les traits 1 et 1 indiquent les points où les faisceaux qui passent dans la moelle de la tige se séparent du reste de la méristèle. — 62. Même pétiole, plus loin de la tige. — 63. Coupe transversale dans la région moyenne du pétiole de *Platanus orientalis.*

tion [51]. Nous trouverons des faisceaux intracorticaux dans le *Juglans*, chez de nombreuses *Amentacées*.

**Juglans regia** *L.* — Près de la base du pétiole commun, les faisceaux sont disposés sur un cercle très déprimé à la face antérieure, au point de donner à l'ensemble l'aspect de deux arcs superposés dont les faisceaux se font face par leur bois.

Sous l'insertion des deux folioles inférieures, le système libéroligneux est semblable à ce qu'il était plus bas ; mais en plus, en avant de l'arc antérieur, il y a un rang de faisceaux à orientation inverse (bois postérieur). Enfin, en avant de ces derniers, existe une deuxième ligne de petits faisceaux souvent réduits à du liber.

Dans la nervure médiane des folioles, comme dans le rachis, il y a des aspects très différents, suivant les niveaux examinés. Près du sommet des folioles, on a (fig. XXII : 13) trois faisceaux libéroligneux, en un arc surmonté de trois fascicules libériens. Plus bas, on a un arc de trois faisceaux dont le médian est doublement concentrique : le liber y entoure un cercle de bois (fig. XXII : 14).

L'origine apparente de cette dernière disposition, qui rappelle celle que nous verrons chez les **Cupulifères**, est la soudure de deux nervures latérales, gardant leur orientation, à un arc très recourbé formant nervure médiane (comme dans fig. XXII : 37).

Sur un long parcours, ce faisceau concentrique postérieur est isolé au dos du système principal qui forme un arc, puis un cercle. Ceci marque une tendance à la formation de deux cercles libéroligneux superposés, mais ici le cercle inférieur est très réduit, alors que dans les *Corylus*, *Populus* et *Platanus*, il est le principal.

**Corylus Avellana** *L.* — Le *pétiole* a déjà été étudié par M. Petit [46, p. 26] et figuré à plusieurs niveaux. Un certain trajet médullaire, qui est figuré par cet auteur, n'existait pas dans quatre feuilles que j'ai bien étudiées, sa présence n'est donc pas constante.

Contrairement à la plupart des cas, ici la section du pétiole en son milieu est un bon caractère par sa fixité. On y voit un cercle ondulé libéroligneux (fig. XXII : 26), formé de quatre demi-cercles libéroligneux, se regardant par leur concavité, et placés symétriquement, l'un étant postérieur. Sur une grande longueur, cet aspect se conserve : un pétiole de 15 millimètres de long l'offre sur 12.

Tout à fait à la base du pétiole (fig. XXII : 31, 32, 33), les quatre demi-cercles sont isolés les uns des autres, l'antérieur forme quatre faisceaux dont deux, partant de ses extrémités postérieures, gagnent, en passant par la moelle, les extrémités formées en avant par sa scission médiane.

Tout à fait au-dessous du limbe, les deux angles rentrants antérieurs du cercle s'accentuent et se rejoignent. Ainsi s'isole un cercle antérieur libéroligneux (fig. 28) ; mais ce cercle, en s'ouvrant en avant, forme un croissant (fig. 29) placé contre un cercle qu'il déprime.

Des deux angles latéraux de cette dernière figure, se détachent, par étranglement, deux petits cercles libéroligneux. Les deux bords du croissant antérieur s'isolent en deux petits faisceaux. On a ainsi la structure décrite et figurée par M. Petit comme caractéristique. Cette disposition se prolonge dans les nervures, quelle en est l'origine?

Prenons comme exemple une feuille dont le limbe a 10 centimètres de long. A mesure que l'on s'éloigne du sommet de la feuille, la nervure médiane, par suite de l'adjonction de nervures latérales, forme un arc de plus en plus large et recourbé. A 4 centimètres et demi du sommet, lors de la jonction d'une grosse nervure latérale, le bord du grand arc libéroligneux s'isole, sur un court espace, à la face antérieure (fig. XXII : 35), et regagne l'extrémité latérale de l'arc total. Au-dessous de l'insertion, ce n'est donc pas la nervure latérale qui forme le bord de l'arc total.

Vers 5 cent. 5 du sommet, on a encore un arc postérieur, seul. Alors, un peu *au-dessus de la jonction d'une importante nervure latérale*, les faisceaux formant les extrémités de l'arc

très recourbé s'isolent un peu de l'ensemble principal et tournent leur bois à la face antérieure. L'arc était presque un cercle fermé, et vers ses extrémités, le bois était tourné vers la face postérieure de la feuille.

Le système conducteur de la nervure médiane prend ainsi la forme d'une lyre (fig. 36, 37). Après la jonction de *cette grosse nervure latérale*, la médiane présente la forme d'un cercle libéroligneux, présentant des vaisseaux en avant du liber le plus antérieur du cercle (fig. 40).

Puis sur un trajet de deux centimètres, de très petites nervures latérales s'adjoignent seules dans la partie antérieure du cercle, sans changer leur orientation. Peu à peu, par degrés insensibles, le liber compris entre les deux couches ligneuses de la face antérieure du cercle, forme deux couches distinctes (fig. 41) : celle du cercle postérieur et celle du croissant antérieur. La seconde est formée par le liber des petites nervures insérées les dernières ; la première l'est surtout par le liber des nervures insérées plus haut, et qui étaient alors sur les bords de l'arc normal postérieur.

Les grosses nervures rencontrées au-dessous, se placent : partie dans le cercle, partie dans le croissant antérieur. Enfin, les deux dernières latérales insérées à la base du limbe forment les deux petits cercles latéraux, vus à la caractéristique, et qui rejoignent le système principal, un peu au-dessous du limbe foliaire.

L'aspect des plus fortes nervures latérales rappelle celui de la médiane, savoir : un arc postérieur surmonté d'un faisceau libéroligneux à orientation directe (bois antérieur) (fig. 42).

*Résumé.* — Toute anomalie de situation des faisceaux provient de la course de faisceaux situés en place normale à leur extrémité supérieure. La structure du milieu du pétiole est plus constante que celle de la caractéristique. Mais ceci est particulier au *Corylus* et n'enlève, même ici, aucune valeur à la caractéristique de M. Petit, qui par sa plus grande complexité est un caractère plus différentiel.

*Remarque.* — L'asymétrie dans la disposition des nervures retentit sur la symétrie de structure du système libéroligneux. On sait que les premières nervures latérales de la base du limbe reçoivent chacune : un cercle libéroligneux détaché du cercle postérieur et un faisceau détaché du croissant antérieur. Ordinairement, les deux nervures en question sont opposées, le départ des faisceaux est alors symétrique. Dans une feuille, j'ai vu avec étonnement que le cercle et le faisceau d'un côté se détachaient loin au-dessous de ceux de l'autre côté. La chose n'était explicable que par la disposition des nervures latérales, insérées à des hauteurs très différentes.

Ainsi tous les faisceaux : antérieurs, médullaires et intracorticaux, viennent (ou desservent) des nervures à structure normale.

Dans une feuille de **Quercus sessiliflora** *Sm*, ayant un limbe de 7 centimètres, c'est à 25 millimètres du sommet, que le premier fascicule médullaire, formé par un des bords de l'arc postérieur normal, est repoussé dans la moelle par l'adjonction latérale d'une nervure. Dans le pétiole, les faisceaux médullaires retournent dans l'arc antérieur, dès le haut (fig. XXII : 43, 44, 45 et 46).

Chez le **Populus alba**, la nervure médiane se termine en un arc normal, après avoir eu des faisceaux médullaires et des faisceaux antérieurs libéroligneux, qui ont formé en partie les nervures latérales. Dans le limbe, les faisceaux sont déjà réunis sur plusieurs cercles irrégulièrement placés : structure complexe, en rapport avec celle du pétiole. Cette dernière a été bien étudiée par M. Petit, aucun faisceau ne s'y termine isolé en place anormale, vers le haut ou vers le bas.

## § IV. — Conclusions.

*En ce qui concerne les faisceaux anormalement placés dans les feuilles des plantes à tige normale.*

I. — Dans les nervures et dans le pétiole, les faisceaux *libériens* antérieurs et les faisceaux *libéroligneux* antérieurs se comportent d'une façon identique en leur course. Il en est de même lorsqu'ils sont médullaires.

Dans la même feuille, suivant les niveaux, on rencontre les uns ou les autres, et le même faisceau peut être libéroligneux en un point et libérien en un autre.

II. — Les faisceaux antérieurs, ainsi que les faisceaux médullaires des feuilles, ne sont pas des formations ayant une individualité ; chacun d'eux n'est qu'une partie, anormalement placée, d'un faisceau normal, dont le trajet anormal peut être plus ou moins long.

III. — Considérés de haut en bas, les faisceaux changent de situation d'une façon assez brusque, à la jonction de deux nervures. Et de normaux, ils deviennent : soit antérieurs, soit médullaires.

D'autres fois, le changement a lieu d'une façon assez lente, sur le parcours d'un faisceau, par un changement progressif d'orientation.

IV. — Ainsi, vers le sommet des nervures médiane ou des latérales, les faisceaux péridesmiques (antérieurs et médullaires) ne se terminent presque jamais en cette situation. Si on suit avec soin la nervure, on les voit former finalement une nervure plus petite, dont la situation et la structure sont normales.

Il en est de même des faisceaux placés en dehors du système libéroligneux principal (faisceaux intra-corticaux de de Candolle).

V. — En suivant les faisceaux, depuis les plus fines nervures foliaires jusqu'à la tige, ils deviennent antérieurs ou médullaires :

*a.* Dans les nervures du limbe (Schéma A, A″, A′, fig. XXXIX.)

*b.* En haut du pétiole (a, a′, fig. XXXIX).

Dans chacun de ces cas, le parcours anormal peut se terminer de l'une des façons suivantes :

α. Disparition des faisceaux, qui se terminent en pointe aveugle basipète (Schéma A et a).

β. Retour en place normale, avant l'insertion à la tige (A″, a″), des faisceaux isolés ou réunis en sympodes.

## CHAPITRE II

### FAISCEAUX ANORMALEMENT PLACÉS DANS LA TIGE

Les conclusions que je viens de poser sont encore vraies dans la plupart des cas où les faisceaux anormaux des feuilles se prolongent en place anormale dans la tige.

Des faits analogues à ceux rencontrés aux jonctions de nervures, dans le pétiole et dans le limbe, se produisent aux points de jonction des feuilles à la tige, et fournissent une *apparence d'explication* de la présence de faisceaux médullaires dans la tige.

Nous savons, qu'au point d'union de deux nervures normales, il peut se détacher, de l'une d'elles ou de chacune, un fascicule, soit libérien, soit libéroligneux, qui se place en avant de l'arc ou dans le cercle qu'elles forment en se réunissant. Au sommet du pétiole, l'union de trois à cinq, ou d'un plus grand nombre de nervures, en arc ou en cercle, donne des faisceaux médullaires qui sont libériens ou libéroligneux.

De même, au point d'insertion des feuilles ou des rameaux sur la tige, des faisceaux normalement placés passent, en totalité ou en partie, dans la moelle de la tige et y continuent leur course basipète (de haut en bas).

Mes recherches m'ayant montré que, d'une façon presque exclusive, les faisceaux médullaires de la tige sont les prolongements directs :

Soit des faisceaux normaux de la feuille ;

Soit des faisceaux normaux des entre-nœuds plus élevés de la tige ;

Soit des faisceaux anormalement placés dans la feuille, faisceaux dont nous suivrons la course dans les nervures ;

J'ai donc à considérer :

§ 1. — Les tiges dont les faisceaux médullaires dérivent du parcours des faisceaux normalement placés dans le pétiole ou dans la tige. Les feuilles n'ayant pas de faisceaux médullaires proprement dits.

§ 2. — Les tiges dont une partie des faisceaux médullaires font suite aux faisceaux péridesmiques antérieurs des feuilles.

Faire l'*historique* de la question des faisceaux médullaires de la tige serait trop long. J'indiquerai les opinions antérieures les plus importantes, pour chaque exemple que j'ai étudié.

### § 1. — Tige ayant seule des faisceaux médullaires.

Ce premier cas se rencontre dans : le *Tecoma radicans*, les *Acanthus*, le *Daphne*, et parmi les Croton : le *Croton pungens*, qui offre cependant quelques petits fascicules médullaires dans le pétiole et constitue ainsi un type intermédiaire.

### Tecoma radicans *Juss.* (Campsis).

Le rachis de ses feuilles composées pennées renferme un cercle de faisceaux libéroligneux, sans faisceaux médullaires. Ce cercle est surmonté de sept à huit faisceaux libéroligneux situés sur un demi-cercle à concavité antérieure ; ils proviennent des faisceaux des folioles situées au-dessus du point examiné, et qui parcourent ainsi un entre-nœud dans l'écorce du rachis.

Les feuilles sont opposées, décussées. Dans la tige, on sait qu'une coupe transversale, au milieu d'un entre-nœud, montre deux arcs libéroligneux périmédullaires, à liber interne. Ces arcs sont appliqués contre les vaisseaux spiralés, en face des deux plus larges parties du cercle normal libéroligneux.

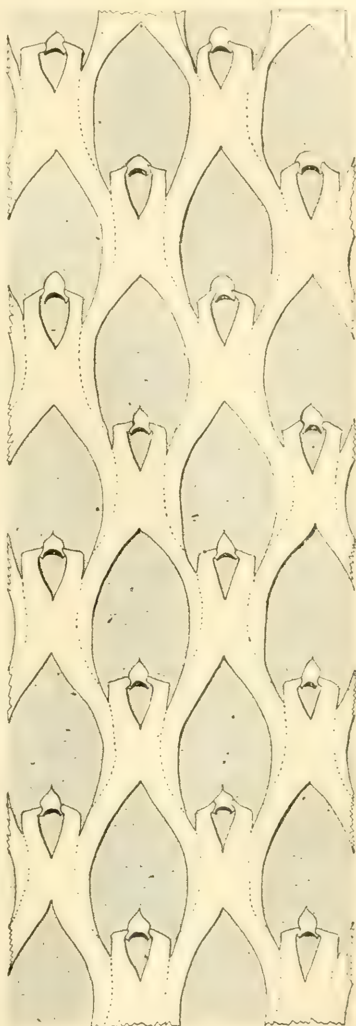


Fig. XXIII
Schéma de la disposition des faisceaux médullaires dans la tige (un rameau) de *Tecoma radicans* Juss. (*Campsis radicans* Seem.). La surface pointillée représente la face interne du cercle libéroligneux normal. Les faisceaux formant les bords de chaque trouée foliaire passent dans la moelle.

Weiss [**28**, p. 320] a donné la description de la course de ces faisceaux périmédullaires, encore nommés surnuméraires. J'ai contrôlé le travail de Weiss, la description qu'il donne est très exacte.

La figure XXIII est un schéma de la course de ces faisceaux médullaires, elle représente l'aspect qu'offrirait le cylindre fasciculaire ouvert et présentant sa face médullaire.

En suivant la tige par une série basipète de coupes transversales, au-dessus de chaque nœud on voit chacun des deux demi-cercles libéroligneux médullaires se diviser en deux.

Au nœud même, quatre gros faisceaux, issus du cercle normal, rentrent dans la moelle, en passant à droite ou à gauche de chacune des deux nouvelles traces foliaires. On a donc à chaque nœud : quatre nou-

veaux faisceaux médullaires et quatre venant de l'entre-nœud placé au-dessus.

Ces huit faisceaux médullaires se réunissent deux par deux. On a ainsi quatre groupes libéroligneux, qui se réunissent eux-mêmes deux par deux, et forment ainsi les deux groupes en arc, que l'on observe au milieu de l'entre-nœud. Chacun de ces demi-cercles périmédullaires est *opposé à la trace* d'une feuille insérée immédiatement au-dessus. Ces traces de deux feuilles opposées constituent, pendant une certaine période de la différenciation, les parties les plus volumineuses du *cercle libéroligneux normal* (cycle).

Au contraire, chez les **Campanulacées**, les faisceaux périmédullaires étaient placés entre les traces des feuilles insérées immédiatement au-dessus.

Pour Weiss, les faisceaux qui passent dans la moelle au-dessus de chaque insertion foliaire sont des parties médianes de la trace d'une feuille située deux entre-nœuds au-dessus. Cette opinion n'étant pas universellement admise, j'ai tenté d'en faire une démonstration expérimentale.

Une tige de *Tecoma radicans* étant coupée, on trempe dans une solution de vert d'iode un des pétioles, sectionné sous les folioles. Après cinq ou six jours, on constate que les faisceaux colorés, venant de la feuille, se placent dans le cercle normal de la tige, au nœud d'insertion, et on les suit ainsi jusqu'au deuxième nœud au-dessous. Les faisceaux médullaires faisant face à cette trace foliaire n'avaient aucune coloration.

Au point de rentrée du pétiole dans la tige, la coloration verte des faisceaux foliaires gagne quelques gros vaisseaux voisins, situés à droite et à gauche dans le cercle normal. Ces gros vaisseaux conduisent mieux le liquide coloré que les vaisseaux de la trace foliaire; aussi, deux entre-nœuds plus bas, ce sont eux surtout qui indiquent les limites de la trace foliaire. Or les portions du liber normal entrant dans la moelle, sont placées entre eux (1).

(1) Dans les tiges trop jeunes, la diffusion trop grande du vert d'iode empêche de suivre avec précision le trajet des faisceaux colorés.

Les traces foliaires passent donc dans la moelle, après un parcours de deux entre-nœuds dans le cercle normal.

Sur la figure XXIII, il n'est tenu compte que des faisceaux médullaires libéroligneux, c'est-à-dire des plus importants. En plus, conformément à l'opinion de Weiss, il y a des petits faisceaux libériens, issus du liber normal, qui entrent dans la moelle au-dessus de chaque insertion foliaire, en entraînant *pour ainsi dire* quelques fibres ligneuses.

C'est au niveau où le bourgeon axillaire s'insère sur la tige, et en face de ce bourgeon, que du liber, faisant partie de la trace foliaire de la feuille insérée deux entre-nœuds au-dessus, passe dans la moelle en traversant le bois sur plusieurs points. A cette place, le bois, composé de fibres, se réduit beaucoup et passe aussi dans la moelle. De la sorte, on rencontre en face de chaque insertion trois, quatre ou cinq fascicules libériens, parfois entourés d'éléments lignifiés qui leur donnent l'aspect de faisceaux concentriques.

Le cercle libéroligneux normal est ainsi ouvert, en face de la feuille qui va s'y insérer. Le liber de la trace foliaire, ainsi diminué de sa partie devenue médullaire, *forme deux groupes* et reste encore en place normale sur un très court trajet. Il diminue de volume en descendant et, en face de la feuille déjà soudée à la tige, il passe dans la moelle. Pour cela, il pénètre le bois en plusieurs points. Ce bois formant les bords de la trouée foliaire se trouve divisé par le liber qui le pénètre, et, en plusieurs fascicules, il passe dans la moelle en se retournant sur lui-même. C'est-à-dire que ses éléments les plus externes deviennent les plus internes. Le faisceau s'est en quelque sorte retourné : son bois est extérieur et le liber est tourné vers le centre de la tige. Des fibres lignifiées, qui étaient à l'extérieur du liber normal, passent avec lui dans la moelle et se trouvent alors à sa face interne.

J'ai déjà décrit la course de ces faisceaux libéroligneux,

chacun d'eux (fig. XVII) se prolonge dans la moelle durant deux entre-nœuds, son bois disparaît d'abord, puis le liber lui-même. Cette terminaison des faisceaux ne peut se voir que dans de jeunes entre-nœuds pour quelques fascicules. Ailleurs, on trouve du cambium sur leur prolongement, ou bien on les perd de vue dans un sympode.

Quel est le parcours des petits fascicules libériens, entrés dans la moelle au-dessus du nœud, avant les deux principaux groupes libéroligneux? Ils perdent leur disposition concentrique et prennent part à la formation des deux gros arcs libéroligneux, placés en face des traces foliaires qui viennent d'entrer dans le cercle normal. Ils s'y placent au milieu, perdant toute individualité. Plus bas, au niveau où chacun de ces demi-cercles périmédullaires se divise en deux, entre les deux moitiés, on voit des faisceaux libériens, qui sont *probablement* la suite des fascicules vus plus haut. Ces faisceaux vont en s'atténuant pendant un entre-nœud, et ils disparaissent, finalement réduits à du cambium.

Ce sont donc ces faisceaux qui, dans une branche plus âgée, forment, au milieu d'un entre-nœud, le liber ou le cambium reliant les deux arcs libéroligneux médullaires.

Dans les observations, il faut tenir compte de l'âge des rameaux examinés. Dans de jeunes entre-nœuds, les faisceaux médullaires sont *tous* uniquement libériens. Dans des rameaux âgés, les plus petits faisceaux libériens médullaires, étudiés ci-dessus, ont un trajet plus long que celui que j'ai décrit ; ils se prolongent en s'accolant aux faisceaux semblables à eux, lesquels entrent dans la moelle deux entre-nœuds au-dessous de l'entrée des premiers dans cette même région.

Dans d'assez jeunes entre-nœuds, on voit les faisceaux ayant parcouru plus d'un entre-nœud dans la moelle, et qui forment alors les côtés des gros demi-cercles médullaires, perdre peu à peu leurs vaisseaux ligneux, puis leur liber et se réduire à du cambium. Dans des échantillons plus âgés, leur différenciation libéroligneuse s'étendra plus loin vers le bas.

Pour terminer cette description sommaire, il faut encore ajouter quelques détails importants. Les faisceaux foliaires ne passent pas entièrement dans la moelle après un parcours de deux entre-nœuds ; dans ce parcours en place normale, ils perdent leur indépendance par rapport aux faisceaux déjà placés dans le cercle périphérique. Néanmoins, on constate *avec certitude* que c'est leur partie médiane qui devient médullaire.

Lorsque chacun des faisceaux médullaires se prolonge sur de nombreux entre-nœuds, ces faisceaux sont séparés les uns des autres dans les nœuds ; mais dans les entre-nœuds, ils sont intimement unis entre eux, en deux gros demi-cercles libéroligneux pourvus d'un cambium.

Mais, si les tissus formés par ce cambium sont placés sur le prolongement des faisceaux venus des feuilles, le fonctionnement de ce cambium acquiert, vis-à-vis des formations foliaires, une indépendance qui augmente avec l'âge du rameau considéré. Par suite de l'osmose entre les tissus cribro-vasculaires voisins, la formation de ces tissus en un point n'est pas liée avec la végétation de la feuille correspondante. Les feuilles peuvent tomber et le fonctionnement des tissus qui s'y rendaient peut se poursuivre. D'une façon indirecte ces tissus conducteurs servent aux autres feuilles et aux autres organes.

Après ce que j'ai décrit chez les **Campanulacées** anormales, et ce que j'ai vu dans les **Acanthacées**, où, d'une façon évidente, une partie libéroligneuse du cercle normal passe dans la moelle, en se retournant de 180 degrés dans l'espace, il n'y aurait pas à insister sur le même fait se produisant d'une façon presque aussi évidente chez le *Tecoma (Campsis radicans)*.

Cependant, comme HOVELACQUE, qui a fait une étude très détaillée du *Tecoma* (*Campsis radicans*), dit [**49**, p. 16] qu'à son grand regret, il arrive à une conclusion différente de celle de WEISS, il faut examiner sur quoi est basée cette conclusion inverse.

HOVELACQUE reproche à WEISS beaucoup de choses [**49**, p. 170] :

1° De n'avoir pas observé que le maximum de production des faisceaux

circummédullaires se trouve en face des faisceaux foliaires sortants et non en face des réparateurs (sympodes);

2° De n'avoir pas tenu compte que, d'un entre-nœud au suivant, il y a alternance dans la situation de ces formations;

3° D'avoir oublié l'existence des faisceaux réparateurs, dont il ne parle pas;

4° Comme M. Hérail, Hovelacque rejette l'interprétation de Weiss parce que les faisceaux foliaires sont sortis depuis longtemps dans la feuille, au moment où les faisceaux périmédullaires apparaissent;

5° Enfin, pas plus que M. Hérail, « *il ne peut croire à cette torsion de 180°*, dont parle M. Weiss, à la base de la trace foliaire ».

Hovelacque appelle les faisceaux périmédullaires du *Tecoma* des productions secondaires tardives.

En décrivant la course des faisceaux de bas en haut, cet auteur dit [**49**, p. 157] : « Les faisceaux foliaires sortants étant détachés du cercle périphérique, il y a *mise en rapport direct des productions secondaires tardives des faces latérales et des productions secondaires externes normales*. Les productions libéroligneuses tardives s'éteignent vis-à-vis des faisceaux foliaires sortants. »

Ces reproches et ces objections n'atteignent pas les faits montrés par Weiss, et parfois ne sont même pas fondés. Weiss appelle sympodes les faisceaux réparateurs. Il semble ne pas ignorer que les faisceaux périmédullaires sont opposés aux foliaires sortants.

Le développement basipète de la trace foliaire suffirait à expliquer l'absence des formations périmédullaires dans les derniers entre-nœuds, et aussi, que la trace foliaire est sortie dans la feuille lorsque apparaissent les formations médullaires qui lui font face.

Il y a, entre les faisceaux médullaires et les faisceaux qui les continuent dans le cercle normal, une telle continuité, qu'il faut voir là une continuation, et non une mise en rapport direct de deux formations venant s'éteindre l'une en face de l'autre.

La torsion insensible de 180°, au point où les faisceaux passent dans la moelle, est si évidente pour le *Tecoma*, les *Acanthus* et les *Campanula*; elle est même si commune dans les feuilles, pour les faisceaux postérieurs qui deviennent antérieurs, que je ne comprends pas l'étonnement et l'incrédulité que l'idée même de ce fait provoquait dans l'esprit des auteurs précités.

Hovelacque oppose encore aux faits montrés par Weiss « que les productions médullaires n'accompagnent jamais la trace sortante de la feuille ». Mais cela est tout naturel, puisque les faisceaux médullaires devenus normaux parcourent deux entre-nœuds avant de passer dans une feuille.

Enfin, une dernière objection est que les feuilles ne présentent aucune formation qui soit comparable à ces productions libéroligneuses tardives. Cela n'est pas une preuve que ces dernières ne sont pas la suite des faisceaux foliaires : les **Acanthacées** n'ont pas de faisceaux médullaires dans leurs feuilles, et il est indéniable que les faisceaux médullaires de leur tige sont la suite des faisceaux normaux de la tige, venus eux-mêmes des feuilles.

*Résumé.* — Les faisceaux périmédullaires du *Tecoma radicans* ne sont pas des faisceaux surnuméraires, ils sont formés par l'union en sympodes des faisceaux venant du cercle normal, et constitués par une partie des traces foliaires ayant parcouru deux entre-nœuds dans le cercle normal.

### *Acanthus spinosus* L.

Weiss, qui a bien étudié la tige de quelques *Acanthus*, ne s'est pas occupé de *la feuille*. La nervure médiane de *A. spinosus* montre un cercle libéroligneux continu ; il en est de même pour les nervures secondaires, alors que les nervures de troisième ordre qui partent des secondaires offrent un arc ligneux entouré totalement de liber (fig. XVII, 18). Le liber forme un cercle, il est moins abondant sur la face antérieure.

Dans la région inférieure de la nervure médiane et dans le pétiole, les faisceaux latéraux au cercle médian sont concentriques avec liber extérieur. Près de l'insertion sur la tige, un certain nombre d'entre eux se placent aux extrémités du grand arc libéroligneux médian ; tandis que les autres s'atténuent de haut en bas et disparaissent (fig. XVIII : 18 et 19) dans l'écorce de la tige.

D'après M. Petit, il existe quelquefois un faisceau libérien intramédullaire dans le pétiole d'*A. mollis*.

La *tige*, longuement décrite par Weiss, offre une disposition de ses faisceaux presque identique à ce que j'ai décrit chez les **Campanulacées**. C'est toujours au nœud qu'une partie du cercle normal passe dans la moelle. Pour cela, après la rupture, en un point, du cercle libéroligneux normal de la tige (pour former une trouée foliaire), les extrémités libres se recourbent à l'intérieur de la moelle, refoulées *pour ainsi dire* par les traces de la feuille et du rameau qui s'insèrent en ce point. Les faisceaux devenant médullaires proviennent des appendices et en particulier des feuilles placées à un niveau plus élevé. Au point d'insertion d'une

trace foliaire, quelques petits fascicules libériens se détachent de ses bords et passent directement dans la moelle.

Les faisceaux médullaires forment des sympodes en nombre variable, quatre dans l'inflorescence, trois dans la tige. Le bois des faisceaux médullaires est très développé dans la région inférieure de l'axe et il manque dans l'inflorescence. Entre les faisceaux libéroligneux médullaires et le bois, il y a des fascicules libériens isolés. A la base de la tige, les sympodes médullaires se terminent en pointe aveugle.

On doit considérer la feuille comme anormale chez le *Tecoma* et l'*Acanthus spinosus*, malgré que le pétiole ne renferme qu'un cercle libéroligneux. La structure des nervures chez cette dernière plante montre l'analogie qui existe entre les faisceaux libéroligneux antérieurs et le liber placé à la face antérieure du bois.

### *Daphne Mezereum.*

Le liber périmédullaire est très développé dans la tige des *Daphne*. M. Lamounette a remarqué son absence dans la feuille.

Sur la tige âgée et nue du *Daphne Mezereum*, on observe successivement plusieurs entre-nœuds très courts et une série de longs entre-nœuds. Chaque zone de courts entre-nœuds correspond à une rosette de feuilles, les autres zones correspondent aux fleurs qui, chaque année, apparaissent avant les feuilles.

Dans la région des cicatrices espacées, en face de chacune, le liber périmédullaire de la tige passe dans l'écorce, en montant. C'était pour desservir les fleurs, mais ces organes sont tombés sans entraîner sa résorption. De même que la chute des feuilles n'entraîne pas la mortification des tissus qui s'y rendent, celle des fleurs flétries n'entraîne pas la destruction des faisceaux normaux et médullaires qui les desservaient.

Les coupes transversales successives, ainsi que les coupes

longitudinales tangentielles, montrent nettement le passage des faisceaux libériens, et des fibres, de la zone médullaire à la région libérienne normale. Les coupes longitudinales rencontrent transversalement ces fascicules criblés, sur leur trajet de passage. Les pédoncules floraux ont en effet du liber interne, mais les divers verticilles de la fleur n'ont dans leurs faisceaux qu'un arc libérien externe très courbé.

Dans la région des courts entre-nœuds, à chaque cicatrice foliaire, on observe un avancement du liber médullaire et de ses fibres dans l'excavation creusée dans le bois secondaire, de dedans en dehors et en montant, par la trace foliaire et par celle du rameau axillaire. Ce rameau n'est pourtant pas développé.

Suivis sur coupes transversales en série basifuge, et sur coupes longitudinales un peu obliques (le liber est alors coupé transversalement), ces fascicules libériens cheminent, avec la trace foliaire, jusqu'à l'écorce, s'éloignant même avec elle de la trace du rameau.

L'examen des coupes transversales n'est pas concluant, mais sur les longitudinales on voit nettement des fascicules criblés, venant de la moelle, se placer aux extrémités de l'arc libéroligneux foliaire, dans le prolongement de l'arc libérien.

En ce point cependant, l'arc foliaire n'a pas encore dépassé le niveau du liber externe de la tige, et le liber médullaire, placé encore à l'intérieur de la trace foliaire, pourrait prendre place dans la *région libérienne normale de la tige* (exocycle). Mais, nous verrons d'autre part, d'après l'étude du sommet feuillé de la tige, que les fascicules libériens qui nous occupent se placent près des extrémités latérales de l'arc foliaire, alors que celui-ci est dans l'écorce, en dehors du cercle formé par le liber externe de la tige.

L'étude de la course des faisceaux médullaires est plus difficile chez le *Daphne*, que dans les exemples vus jusqu'alors. Ici, l'examen des rameaux un peu âgés laisse toujours dans un certain doute. Le liber périmédullaire forme un cercle, interrompu en face des trois traces foliaires les plus proches de leur sortie de la tige ; au départ des faisceaux foliaires, il s'avance avec eux vers l'écorce jusqu'au niveau

du liber externe. Mais quelques-uns des fascicules libériens, et les fibres qui les accompagnent, après un certain avancement vers l'écorce, reprennent place dans la moelle de l'entre-nœud supérieur.

*Étude du sommet feuillé d'une tige.* — Les faisceaux foliaires indiquent une divergence de 3/8. Sur la figure XXII, 47, les faisceaux sont numérotés d'après l'ordre basifuge des feuilles qu'ils desservent. En suivant la série des coupes, on observe que les plus gros faisceaux d'une coupe sont ceux des feuilles les plus proches.

En face des plus petits faisceaux (de la fig. XXII, 47), qui n'ont que trois vaisseaux lignifiés, le liber périmédullaire forme des petits fascicules, épars en face du bois. Ex. : en face des faisceaux 10, 9, 8, 7. En 6, 5, 3 ce liber forme deux groupes, séparés par la pointe du bois primaire. Les deux groupes s'éloignent de plus en plus l'un de l'autre. En face du faisceau 3, ils sont voisins des deux extrémités de l'arc ligneux foliaire. Dans les coupes suivantes, ils suivent le faisceau foliaire qui traverse l'écorce pour se rendre à sa feuille. A un certain niveau, le liber du faisceau foliaire entoure presque complètement le bois, et ce sont les faisceaux médullaires qui constituent les deux extrémités de l'arc libérien de ce faisceau.

A leur sortie de la tige, tous les faisceaux foliaires offraient cette disposition. Dans ces coupes, on voit que le liber médullaire n'existe qu'en face des faisceaux, et que les tubes criblés externes se différencient avant ceux du liber interne et avant l'apparition des vaisseaux ligneux.

### *Croton.*

La présence du liber médullaire dans la tige est déjà signalée dans un certain nombre de genres et d'espèces du groupe des *Crotonées* (*Croton*, *Crotonopsis*, *Emerocarpus*, *Julocroton*) (1).

1) Solereder [93], p. 852.

Le **Croton pungens** offre un type très intéressant : véritable passage aux faisceaux libériens périmédullaires des **Gamopétales** bicarpellées. Les faisceaux périmédullaires libériens de sa tige ont une course très rapprochée de celle vue chez le *Daphne*, mais mieux observable.

Le liber normal de la trace foliaire, au lieu de parcourir un certain nombre d'entre-nœuds, en place normale, passe dans la moelle à l'insertion même de la feuille. Ce qui différencie les faisceaux normaux devenant médullaires chez cette plante, de ceux des **Acanthacées**, **Campanulacées**, *Tecoma radicans*, et les rapproche de ceux du *Daphne*.

Dans *la feuille*, les nervures n'ont pas de liber médullaire proprement dit, la médiane possède un système libéroligneux formant un arc postérieur surmonté de deux petits faisceaux antérieurs ayant peu de bois.

Dans le *pétiole*, il y a un cercle complet libéroligneux où les faisceaux primitifs se reconnaissent à l'épaisseur plus grande et à la présence de vaisseaux. En outre, deux petits faisceaux sont placés en avant du cercle (fig. XXII : 48, 51).

La plupart des pétioles ne montrent pas de liber médullaire dans le cercle libéroligneux. Certains pétioles renferment deux à trois *très petits fascicules libériens médullaires*, qui disparaissent, de bas en haut, sans relation avec le liber normal; il n'y en a plus trace au sommet du pétiole. Les feuilles qui en possèdent sont très rapprochées entre elles, presque verticillées par trois, les feuilles espacées n'en ont jamais montré.

Ils étaient si ténus que, bien visibles par la réaction du *rouge Congo Léger*, on les retrouvait très difficilement sur *les mêmes coupes* traitées par le vert d'iode et le carmin.

Suivons le trajet des faisceaux dans la jonction d'un pétiole à la tige. Dans le bourgeon axillaire, on distingue trois faisceaux, comme s'il se composait d'une seule feuille opposée à la tige; entre ces faisceaux, il n'y a que des cloisonnements. Le bois et le liber sont visibles dans les trois

faisceaux. Plus bas, on n'aperçoit que du liber, qui passera dans la moelle de la tige avec une partie du liber du cercle venant de la feuille.

Dans le pétiole (fig. XXII, 48), on a, sur un cercle, cinq faisceaux : trois postérieurs, et deux antérieurs libéroligneux, et en outre deux plus petits concentriques (fig. XXII, 51) plus antérieurs. En s'approchant de la tige, les faisceaux du pétiole se réunissent en trois groupes : l'*un médian*, comprenant le faisceau médian postérieur et les deux antérieurs ; les *deux autres, latéraux*, comprenant chacun un latéral postérieur *b*, un des petits faisceaux isolés concentriques et la portion libérienne qui réunit les faisceaux antérieurs *s*, *s'* aux latéraux *b*.

Comment s'opère ce changement ? D'abord, les trois faisceaux de l'arc postérieur se séparent l'un de l'autre. A ce niveau les antérieurs sont isolés. Plus bas, les deux latéraux postérieurs et les deux petits faisceaux antérieurs intracorticaux s'éloignent obliquement pour former les deux traces foliaires latérales.

Le faisceau médian postérieur s'unit aux deux faisceaux antérieurs. Le liber de ces derniers contourne un peu le bois sur son bord interne (fig. 49), de telle sorte, qu'au niveau où ces deux faisceaux antérieurs prennent, par une rotation de 180° sur eux-mêmes, l'orientation des faisceaux de la tige, une partie de leur liber normal reste à la face interne de la trace foliaire médiane.

Plus bas, le faisceau médian *i* est comme dissocié (fig. 49 et 50), par la course de certains faisceaux libériens de son arc libérien normal, lesquels gagnent la face interne du bois en passant entre les files radiales de vaisseaux.

Ainsi, une partie du liber normal des faisceaux *i* et *s* pénètre dans la tige, sous forme de liber périmédullaire, en s'accolant aux petits fascicules criblés, suite du liber du rameau axillaire.

Pour les deux traces latérales, les figures (49 et 50) montrent comment, par suite de la course oblique de tout un

côté du système libéroligneux du pétiole, le liber interne de la trace latérale est constitué par une partie du liber du faisceau concentrique *a* et par la portion libérienne reliant les faisceaux *b* et *s*.

Chez le **Croton Eluteria**, le liber périmédullaire existe dans la tige, et aussi dans la feuille, où il se prolonge très près des extrémités des nervures.

Dans le pétiole, les faisceaux réunis par des formations secondaires forment un cercle. Un îlot de liber interne est appliqué contre le bois primaire de chaque faisceau. La nervure médiane présente la même structure, sur un assez long parcours.

Assez près du sommet du limbe, la nervure médiane présente deux petits fascicules libériens antérieurs : l'un à droite, l'autre à gauche. L'un d'eux s'atténue et disparaît de haut en bas, l'autre se poursuit plus bas, on le retrouve à 1 centimètre du sommet et il entrera dans la constitution du cordon libéroligneux antérieur que l'on rencontre plus bas. Ceci a été trouvé dans une feuille dont le limbe avait 8 cent. 5 de long, et tous les détails ne sont pas constants, mais il est nécessaire de les donner pour faire une description exacte des faits. A 1 centimètre du sommet, la nervure médiane forme un arc libéroligneux, entouré de fibres et surmonté de deux fascicules libériens superposés. Le fascicule le plus antérieur est entouré de fibres semblables aux fibres péricycliques, il est la suite de la bande libéroligneuse antérieure.

Un des côtés de la bande libéroligneuse antérieure se constitue plus bas par une nervure latérale (fig. XVIII, 20) qui subit entièrement un changement d'orientation de 180°.

A 2 centimètres et demi du sommet, sur la nervure médiane (fig. XVIII, 21 et 22), un fascicule libérien occupant un bord de l'arc postérieur est repoussé, dans l'arc libéroligneux antérieur, par l'arrivée d'une nervure latérale qui prend sa place. Et à son tour, le fascicule libérien en question (f) repousse, à la face interne du bois, le liber qui occupait le bord du faisceau antérieur. Au-dessus de chaque

jonction de nervure latérale à la médiane, les deux arcs libériens, interne et externe, du faisceau antérieur sont au contact l'un de l'autre, ainsi que ceux de l'arc postérieur; mais seulement du côté de l'insertion de la nervure.

Au niveau de l'insertion, une partie du liber normal devient parfois interne. Cela n'a pas lieu à toutes les jonctions de nervures.

La plupart des nervures secondaires qui se détachent de la médiane près du sommet, n'ont aucun liber antérieur, même à leur base. Celles qui s'en détachent plus bas en possèdent; on retrouve un petit fascicule criblé antérieur sur une des nervures, près du bord du limbe.

*Insertion de la feuille.* — A chaque nœud, plusieurs groupes libéroligneux se placent dans le cercle normal de la tige. Ce sont les suivants :

1° Au-dessus de l'insertion de la feuille, les faisceaux du rameau axillaire, sous forme d'un arc libéroligneux pourvu de liber interne.

2° Plus bas et plus latéralement, s'insèrent deux faisceaux latéraux foliaires qui, au point où ils se soudent au cercle de la tige, possèdent du liber interne.

3° Enfin, plus bas encore, la trace foliaire médiane : sous forme de trois faisceaux, pourvus de liber sur les deux faces du bois, et qui s'insèrent en un même point.

Un îlot de cellules, à parois lignifiées très épaisses, existe dans la moelle de la tige, en face de l'insertion foliaire médiane et de l'insertion du rameau; un plus petit îlot se trouve en face de chaque trouée foliaire latérale.

Au-dessus de l'insertion foliaire, le cercle libéroligneux de la tige est interrompu, et les bords de l'ouverture sont entièrement occupés par une bande continue de fascicules libériens, que les sections transverses coupent plus ou moins obliquement.

Au point d'insertion des faisceaux foliaires, médians et latéraux, il y a passage dans la moelle, d'une partie du liber normal de la tige. Par les trouées foliaires, ce liber passe de

la zone externe de l'entre-nœud supérieur dans la zone périmédullaire de l'entre-nœud inférieur.

Dans la tige, au-dessus de chaque insertion foliaire, on voit les faisceaux médullaires s'atténuer de haut en bas, et se réduire à quelques cloisonnements. (Observation difficile à cause du grand nombre de faisceaux médullaires.) Ce sont d'autres faisceaux libériens, venant du cercle normal, qui les remplacent.

*Résumé.* — Le liber périmédullaire de la tige du *Croton Eluteria* fait suite à deux sortes de faisceaux : 1° les médullaire de la feuille ; 2° le liber normal de la tige, provenant lui-même de feuilles situées plus haut.

Dans les feuilles, on trouve des faisceaux anormalement placés sur la nervure médiane et sur les fortes latérales, presque jusqu'à leurs extrémités.

Ils sont, au moins pour la plupart d'entre eux, la suite de faisceaux normalement placés.

Dans le *Croton pungens*, une partie du liber normal de la feuille passe dans la moelle de la tige, à l'insertion même de cette feuille.

### *Phytolacca dioica* L.

On sait déjà, que les faisceaux libéroligneux médullaires de cette plante sont des traces foliaires. Leur course a une certaine analogie avec celles des fascicules libériens devenant médullaires chez le *Croton pungens*.

Dans une jeune tige de *Phytolacca*, en face de chaque trace foliaire, on trouve un système médullaire formé par la réunion de trois faisceaux accolés par leur liber, et constituant un arc libéroligneux plus ou moins fermé en un faisceau concentrique. Chacun de ces systèmes est formé par la partie médiane de l'arc libéroligneux total d'une feuille. Dès la base du pétiole, cette partie s'invagine vers la moelle, ce qui explique sa forme bien connue ; plus bas dans la tige, elle rejoint le cercle normal et s'y intercale. Ce retour, qui n'existe pas chez le *Croton*, se fait près d'un

nœud, en un point séparé de la dernière trace foliaire entrée dans la tige par une autre trace foliaire plus éloignée de son entrée dans la tige.

Dans la partie moyenne de son trajet, chaque système médullaire est concentrique. Mais, vers le haut et vers le bas, il s'ouvre de plus en plus du côté externe de la tige, à mesure qu'il se rapproche d'une situation normale.

### PIPÉRACÉES

Cette famille a donné lieu aux travaux de Weiss [**90**] et de Debray [**90**] sur les faisceaux médullaires et leurs rapports avec les faisceaux foliaires. On sait que Debray n'admit point les conclusions de Weiss.

Les faisceaux étant isolés, l'étude de leur trajet paraît plus facile que chez le *Tecoma*, et cependant, elle est beaucoup plus longue, à cause du grand nombre de faisceaux

J'ai constaté, chez le *Piper Betl*, quelques faits qui méritent d'être rapportés.

Les faisceaux constituant la trace foliaire, après avoir parcouru, en place normale, de haut en bas, un entre-nœud, passent en partie dans la moelle de la tige, au premier nœud placé sous la feuille et non au second. A ce dernier, s'insère une feuille, placée verticalement au-dessous de la première.

C'est la partie médiane du faisceau, qui passe ainsi dans la moelle. Les restes du faisceau se réunissent, plus bas, en un seul, qui passera à son tour dans la moelle, *en totalité* ou en partie, lorsque, au bas du deuxième entre-nœud, il rencontrera une trace foliaire placée verticalement au-dessous.

Le schéma 3, fig. XXIV, se rapporte au faisceau foliaire médian.

Si on observe, avec une exactitude absolue, le parcours et les rapports réciproques des faisceaux externes et médullaires, dans un nœud un peu âgé, on voit le peu de régularité qu'il y a dans ces rapports (fig. XXIV, 1 et 2).

Debray [**90**, p. 91] semble nier la dépendance exclusive-

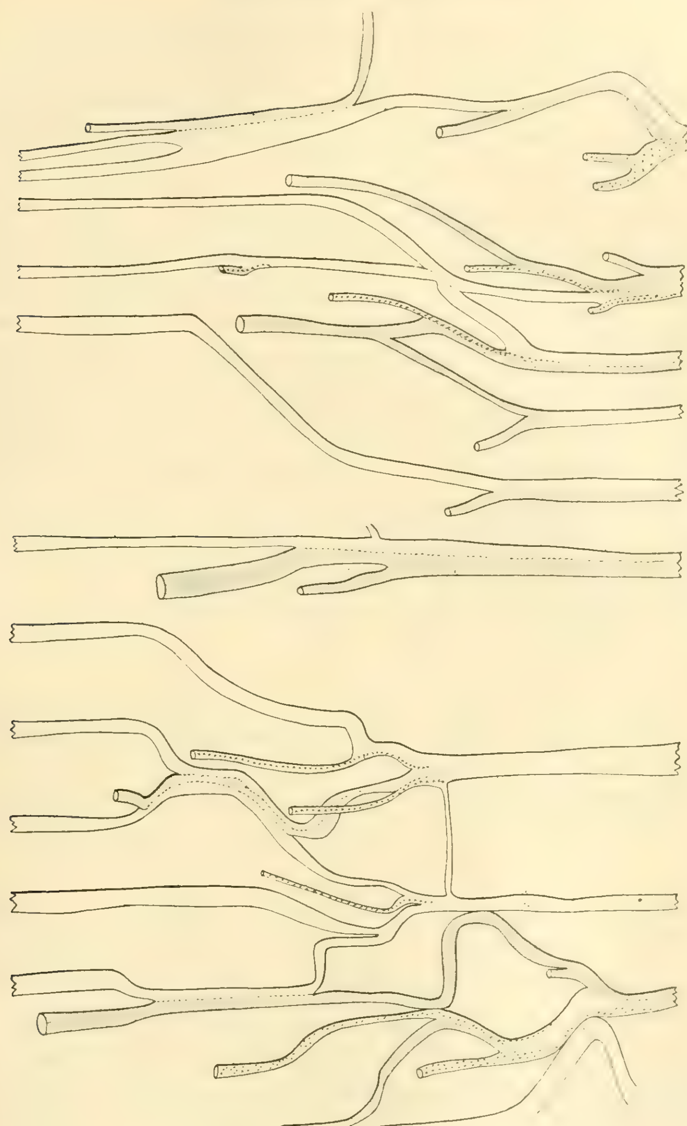


Fig. XXIV, n° 2

Disposition des faisceaux normaux et médullaires dans un nœud de *Piper Bell*, figures construites d'après une série complète de 30 coupes transversales. Chacune de ces 30 coupes a été dessinée à la chambre claire. — 1, faisceaux du cercle externe. — 2, faisceaux médullaires. Les faisceaux couverts de pointillé sont les faisceaux foliaires qui passent dans la moelle après un parcours en place normal. Ceux marqués de xxx sont des faisceaux stipulaires passant dans la moelle. Enfin les faisceaux couverts de hachures sont les faisceaux de la feuille insérée au nœud étudié.

ment foliaire du cercle des faisceaux internes. Pour lui : « Il y a anastomose, mais les faisceaux, interne et externe, n'en persistent pas moins, en haut et en bas de cette jonction ». Cependant, il constate que l'un a diminué de volume et que l'autre a augmenté.

J'ai rencontré des faisceaux foliaires qui, du cercle normal ou externe, passent totalement dans la moelle en deux fois. Et cela était le cas, même pour des foliaires médians.

Les faisceaux foliaires parcourent toujours un ou deux entre-nœuds dans le cercle périphérique, avant de passer dans la moelle. Leur parcours est du même type que celui rencontré chez le *Tecoma radicans*, les *Acanthus* et pour certains faisceaux médullaires des **Campanulacées**. Mais ils passent dans la moelle avec leur bois et leur liber et ne subissent aucun changement dans l'orientation de ces tissus. Ce passage dans la moelle semble provoqué par les faisceaux foliaires et stipulaires qui occupent déjà leur place dans le cercle normal.

## § II.— Tige et feuilles ayant des faisceaux médullaires.

Voy. **Croton Eluteria**, page 165.

### Begonia.

*Feuilles.* — Le *pétiole* du *B. discolor* offre deux ou trois faisceaux libéroligneux médullaires enfermés dans un cercle de petits et de gros faisceaux. Il peut y en avoir trois près du limbe, et deux près de la tige, par suite d'une réunion.

Les grosses nervures ont un cercle de faisceaux, parfois réduit à deux faisceaux libéroligneux opposés : l'un antérieur, l'autre postérieur. Elles se réunissent toutes entre elles, au sommet du pétiole ; et, en ce point, quelques-uns de leurs faisceaux antérieurs passent à l'intérieur du cercle formé par tous les autres faisceaux.

De chacune des nervures principales, partent des nervures

secondaires, qui, près de la base du limbe, reçoivent un faisceau de chacun de ceux de la nervure principale. En se rapprochant des extrémités de toutes les nervures, même des principales, on ne trouve que deux faisceaux, opposés bois à bois, l'un antérieur, l'autre postérieur. Dès lors, leurs ramifications partiront d'abord de deux faisceaux ; puis, en s'approchant du sommet, elles ne partent que du faisceau antérieur qu'elles épuisent totalement, puis elles partent du faisceau postérieur, le seul restant. Toutes les petites nervures, même celles qui se détachent du faisceau antérieur, sont normales, c'est-à-dire formées d'un faisceau dont le liber est postérieur.

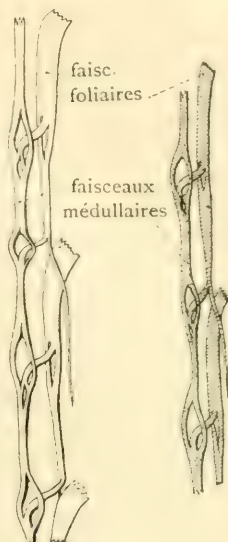



Fig. XXIV, nº 3

3. Rapports entre les faisceaux du cercle normal et ceux du cercle médullaire, chez le *Piper Betl.*

*Tige.* — Certaines espèces de *Begonia* (*B. argyrostigma*, *B. semperflorens* Lmk.) qui n'ont pas trace de faisceaux médullaires dans les entre-nœuds, montrent dans les nœuds quelques faisceaux qui traversent la moelle presque horizontalement. Ces faisceaux, que l'on retrouve dans les *Begonia* pourvus de faisceaux médullaires, sont bien des *faisceaux du cercle normal*, qui changent ainsi de place, et non de *simples anastomoses* entre faisceaux. On les voit pénétrer dans la moelle, au nœud, lorsque d'autres faisceaux venant des stipules, des feuilles, ou des rameaux, occupent leur place.

Ils reprennent place normale, du côté opposé à celui où ils étaient.

Mais un certain nombre de ces faisceaux restent dans la moelle et constituent les faisceaux médullaires que l'on rencontre dans l'entre-nœud. Les figures 30 et 31 (fig. XVIII) montrent l'union d'une feuille et d'un rameau à la tige, les flèches indiquent le mouvement des faisceaux de haut en bas.

On fait la preuve des faits ci-dessus énoncés, par l'expérience suivante : Chez le *Begonia discolor*, il n'y a souvent dans la tige qu'un seul faisceau médullaire. On enlève les faisceaux périphériques, sur 1 ou 2 centimètres de longueur, à la base de la tige. On plonge cette extrémité, ne renfermant que le faisceau médullaire, dans une solution forte de vert d'iode (peu alcoolique).

Suivons, de bas en haut, le trajet de l'unique faisceau médullaire qui absorbe le vert d'iode. Son bois fait face à la feuille insérée au-dessus. Un peu sous le nœud, il se divise en deux parties, symétriques par rapport à la feuille.

A ce niveau, à sa droite comme à sa gauche, on oberve trois faisceaux libéroligneux à orientation inverse (fig. XVII, 23). Ces faisceaux sont placés près des faisceaux périphériques et sont les faisceaux de la face antérieure du rameau axillaire (fig. 30-31 pour comparaison).

Plus haut, chaque moitié du faisceau médullaire primitif se divise à son tour en deux. Dans chaque moitié, un des faisceaux prend place dans le cercle normal de la tige. *Ces faisceaux reprenant place normale sont les seuls bien colorés en vert.*

Quelques anastomoses relient ces faisceaux à ceux du rameau axillaire. Un peu au-dessus du nœud, il n'y a plus qu'un seul médullaire, non coloré, qui est cependant la suite de l'un des faisceaux provenant de la scission du médullaire, ainsi que le prouve la faible coloration qu'il avait encore en se séparant de l'autre.

Dans l'entre-nœud au-dessus, deux faisceaux du cercle normal ont leur bois secondaire coloré en vert. Ils sont séparés l'un de l'autre par un seul gros faisceau. Plus haut, il y a entre eux trois faisceaux : un gros médian et deux petits latéraux. Il y a toujours un médullaire incolore.

En arrivant au nœud suivant, la coloration n'est plus précise, dès lors il est impossible de suivre ces faisceaux dans le désordre formé par ceux venant de la feuille, du rameau, des stipules, et par les anastomoses qu'il y a entre eux.

De cela, il faut conclure que les faisceaux médullaires d'un entre-nœud, sont des faisceaux normaux de l'entre-nœud supérieur, qui en devenant médullaires se raccordent indirectement, quoique accolés ensemble, avec les faisceaux déjà médullaires de cet entre-nœud supérieur.

Je n'ai donc pas pu montrer que les faisceaux médullaires devenus normaux se rendaient à la feuille. Le faisceau médullaire de la feuille est indépendant du médullaire placé dans l'entre-nœud inférieur à l'insertion, sauf dans l'inflorescence.

Dans cette dernière, qui est une cime, l'axe est rejeté de

l'autre côté du rameau axillaire qui est beaucoup plus gros que lui, la trace foliaire est alors plus développée par rapport à l'axe et son faisceau médullaire descend directement dans la moelle de la tige.

Les faisceaux médullaires sont parfois uniquement libériens dans les rameaux latéraux ; ils sont plus nombreux et libéroligneux dans l'axe, ils prennent parfois la forme concentrique avec liber interne.

SANIO [12] HILDEBRANDT (1), WESTERMAIER (2) concluaient que les faisceaux médullaires des *Begonia* sont propres à la tige, parce qu'ils réservaient le nom de trace foliaire aux faisceaux médullaires qui passent, directement, de la moelle dans la feuille. Pour WEISS [28], au contraire, les faisceaux médullaires venant du cercle périphérique sont les faisceaux des feuilles insérées plus haut, et ce sont des traces foliaires, au même titre que les faisceaux médulllaires des *Piper*.

Nous avons vu que les faisceaux anormalement placés des feuilles sont la suite de faisceaux normaux des petites nervures. Les faisceaux médullaires de la tige font suite à ses faisceaux normaux, qui eux-mêmes proviennent certainement des feuilles portées par la tige ou ses rameaux.

## OMBELLIFÈRES.

D'après JOCHMANN (3) et RICHARDT (4), les faisceaux médullaires de la tige des **Ombellifères** étaient propres à la tige. Pour WEISS [28], au contraire, ils sont des traces foliaires ayant un trajet normal, dans la tige, avant de passer dans la moelle.

Pour distinguer si les faisceaux médullaires sont foliaires

(1) HILDEBRANDT, *Anat. Unters. über die Stamme d. Begoniaceen*. Berlin, 1859, 34 pp. u. 8 Taf.

(2) WESTERMAIER, *Markst. Bundelsyst. d. B.*, in Flora, 1879, 24 pp. mit 2 Taf.

(3) JOCHMANN, *Umbellif. struct.*, etc., Vratislaviæ, 1854, 26 pp. u. 3 Tab.

(4) REICHARDT, *Gefassbundelsyst. einiger U.*, in Sitz. Ber. Wiener Akad., Bd XXI, 1856, p. 133-154.

ou propres à la tige, M. COURCHET [36] s'est uniquement basé sur l'orientation du bois et du liber.

On sait que les feuilles et les pétioles des **Ombellifères** ont très souvent leurs faisceaux disposés sur plusieurs rangs. Sauf les faisceaux de l'arc externe, tous les autres faisceaux sont médullaires.

L'anomalie des tiges d'**Ombellifères** est voisine de celle des *Begonia*.

Dans le **Peucedanum officinale**, la moelle pleine ne renferme pas de faisceaux médullaires, même aux nœuds, où il n'y a que des diaphragmes de canaux sécréteurs médullaires. Au niveau où les faisceaux foliaires, sortant de la tige sur tout le pourtour, s'éloignent du cercle normal de la tige, le liber de chacun d'eux s'étend sur les côtés du bois et forme un arc interne de trois ou quatre faisceaux criblés. Ainsi, se constitue sur un court trajet, un liber interne reprenant place normale en haut et en bas. Au-dessus de la gaine, le pétiole est rond et tous les faisceaux, sortis de la tige sur un arc, y sont placés sur plusieurs cercles plus ou moins réguliers.

**Silaus pratense** *Bess.* WEISS [28], puis M. COURCHET [36] signalèrent dans la tige des faisceaux médullaires à orientation directe. Pour le dernier auteur, ils sont surnuméraires et sans relation avec les feuilles, mais cette opinion est basée sur l'idée fausse que l'orientation du faisceau suffit pour déterminer s'il est foliaire ou surnuméraire, c'est-à-dire sans relation avec les feuilles. Pour WEISS, ils proviennent du système normal de la tige, et, en conséquence, sont des faisceaux foliaires. Voici mes observations :

1° Dans les *feuilles*, le nombre des faisceaux placés à l'intérieur de l'arc normal diminue de bas en haut, à mesure que le pétiole se ramifie. Tous se terminent dans des nervures à dispositions normales.

Dans la *tige*, les faisceaux médullaires sont peu nombreux, placés sur un cercle, quelquefois il y a un faisceau au centre de ce cercle et même deux cercles de faisceaux :

2° Dans un *pédicelle d'ombelle latérale.* Il y a deux fascicules *libériens* qui passent dans la moelle, de haut en bas, au point de jonction de tous les cercles libéroligneux venant des pédoncules d'*ombellules*. Ils s'étendent sur 10 centimètres au-dessous de ce point et disparaissent, sans atteindre le premier nœud situé au-dessous.

3° Sous l'*ombelle* terminant l'axe principal, il y a, dans la moelle, quatre faisceaux *libéroligneux*. A 15 centimètres au-dessous, il n'en reste plus que trois.

4° Ce pédicelle, encore pourvu de trois faisceaux médullaires, s'unit au pédicelle latéral qui n'en a point. Pour cela, les deux cercles normaux de faisceaux se mettent en contact. Les faisceaux placés sur la ligne de contact se placent les uns entre les autres, puis s'unissent en plusieurs faisceaux concentriques dont trois restent dans la moelle, tandis que les autres regagnent une place normale, parmi les faisceaux de l'arc formé par ceux du pédoncule latéral. Il y a donc, après la réunion des deux pédoncules, six faisceaux médullaires au lieu de trois.

Donc les *faisceaux médullaires sont la suite directe des faisceaux normaux*.

5° Dans la *tige feuillée* âgée, suivons les faisceaux de haut en bas. Au-dessus d'un nœud, il y a deux cercles de faisceaux médullaires à orientation directe, mais le bois tend à entourer le liber, surtout dans ceux du cercle médullaire externe ; le cercle médullaire interne se rétrécit et ses faisceaux ont alors une orientation irrégulière. Au nœud même, dans chaque faisceau médullaire, la gaine scléro-vasculaire entoure le liber ; souvent, ce dernier se divise en deux groupes. Au-dessus de l'insertion de chaque faisceau foliaire, le cercle normal s'ouvre et deux des faisceaux du cercle normal passent dans la moelle, en suivant les bords de l'ouverture. A ce niveau, les faisceaux du cercle médullaire externe sont placés juste en face du point d'insertion de chaque nouveau faisceau foliaire. Au-dessous du nœud, ils sont encore en face des

foliaires et ces derniers sont les faisceaux les plus volumineux du cercle normal.

Les faisceaux médullaires sont donc formés par des tissus libéroligneux normalement placés dans la feuille, dans l'inflorescence, dans les rameaux ou dans la tige-axe.

**Œnanthe crocata** *L.* — On sait que la tige possède des faisceaux médullaires libéroligneux à orientation inverse, placés en face de ceux du cercle normal. M. Gérard [**29**] a bien décrit leur disposition, pour lui « ils proviennent de la segmentation des faisceaux normaux, qui envoient une partie de leur bois et de leur liber dans la moelle ».

Mais cet auteur eut le tort de rapporter à des stades dans le temps, les dispositions successives rencontrées dans l'espace.

J'ai constaté qu'à chaque insertion foliaire, les faisceaux normaux de l'entre-nœud supérieur sont *en quelque sorte* repoussés en partie dans la moelle par les faisceaux foliaires qui prennent place entre eux. En effet, à l'approche du faisceau foliaire (fig. XVII : 24), on voit les parties libériennes latérales des faisceaux de la tige se placer, peu à peu et de haut en bas, à la face interne du bois. Ce liber, ainsi refoulé dans la moelle, peut se placer également à la face interne des faisceaux voisins. Il entraîne parfois une partie du bois dans son mouvement autour du centre du faisceau, ce qui explique l'orientation inverse des faisceaux médullaires libéroligneux.

Des faits analogues s'observent dans le rachis médian des *feuilles composées* d'*Œnanthe crocata*. A chaque nœud de ce pétiole, il y a une espèce de diaphragme assez lâche; d'où partent les faisceaux médullaires (19 à 22 et schéma IV, fig. XL).

A la base des feuilles les plus inférieures d'une jeune tige, la gaine a un arc de faisceaux. Dans l'entre-nœud inférieur du pétiole, un des faisceaux se place sur un long trajet à la face interne d'un faisceau, ou un peu latéralement. Au premier nœud du pétiole, les faisceaux libéroligneux traversant

la moelle, forment un réseau diaphragmatique à mailles lâches. Il en est ainsi à chaque nœud de ramification du pétiole. Comme dans la tige de *Begonia discolor*, un faisceau médullaire part de ce réseau nodal et parcourt tout un entre-nœud (schéma II, fig. XL).

Dans les feuilles insérées plus haut sur l'axe, on voit, dans la gaine elle-même, des faisceaux antérieurs opposés aux faisceaux de l'arc normal, bois contre bois. En remontant, on trouve sous le premier nœud, outre les précédents, deux autres faisceaux médullaires : l'un avec une seule trachée, l'autre uniquement libérien. Dans les entre-nœuds plus élevés du pétiole commun, ces faisceaux sont plus nombreux, mais toujours constitués par les parties latérales des faisceaux normaux. Ils se placent parfois au centre de la moelle.

En considérant de *bas en haut* un nœud du pétiole, un certain nombre de faisceaux du cercle externe vont dans les branches latérales du pétiole, tandis que les médullaires se placent dans le cercle normal de l'entre-nœud situé au-dessus.

Il ne reste dans la moelle qu'un faisceau central et un autre, opposé au faisceau médian. Ils gagneront le nœud au-dessus, et passeront à leur tour dans le cercle normal. Les figures XL : 19 à 22 montrent, de haut en bas, le passage des faisceaux dans la moelle.

Dans ce sens basipète, on saisit mieux leur course que dans le sens inverse.

Les faisceaux normaux passant dans la moelle à un nœud foliaire, y restent parfois et ne se replacent normalement que beaucoup plus bas. C'est ainsi, que le même faisceau s'est montré de haut en bas : 1° normal ; 2° placé dans le réseau nodal, où d'autres faisceaux, normaux jusqu'alors, se joignent à lui ; 3° isolé au centre de la moelle du pétiole ; 4° de nouveau dans un réseau médullaire nodal, où certains faisceaux, normaux au-dessus, s'*accolent* à lui ; 5° opposé bois à bois à un faisceau normal ; 6° enfin, par rotation

de 180°, il redevient normal et se place sur l'arc formé par tous les autres, soit comme faisceau isolé, soit comme partie latérale d'un autre faisceau.

Il est fort probable, que ce sont les parties latérales des faisceaux foliaires, qui plus bas passent dans la moelle de la tige. C'est ce parcours, suivi presque entièrement, que j'ai représenté par le schéma R (fig. XXXIX).

Un faisceau médullaire varie de forme et de dimension dans son parcours : l'un d'eux avait *six* vaisseaux lignifiés en haut d'un entre-nœud du rachis ; au bas, il n'en avait plus qu'un.

*Résumé.* — Dans les feuilles d'*Œnanthe*, et cela est très fréquent chez les **Ombellifères**, les faisceaux sont disposés comme dans les tiges de *Begonia discolor*. A la jonction de deux organes ayant un cercle de faisceaux, ou un arc très grand, les faisceaux placés au contact des deux cercles sont forcément médullaires sur un court trajet, pendant lequel ils gagnent le côté (du cercle) opposé à celui où ils étaient. Quelques-uns de ces faisceaux restent médullaires sur un trajet plus ou moins long, absolument comme dans le haut du pétiole des **Malvacées**, du *Catalpa*, du *Paulownia*.

Dans les *Opoponax Chironium* Koch. et *Ferula communis* L. la tige a des faisceaux médullaires, mais on sait qu'ils sont très nombreux et forment aux nœuds des réseaux très complexes, en rapport avec les faisceaux du cercle normal. A chaque nœud, il y a ainsi un diaphragme transversal, où il est impossible de suivre un faisceau déterminé, et on ne saurait émettre une opinion certaine sur la nature des innombrables faisceaux reliant les diaphragmes de deux nœuds consécutifs. Les faisceaux s'anastomosant aux nœuds sont la suite d'un certain nombre de faisceaux du cercle normal. Mais, ce n'est que par analogie, que l'on peut supposer que les faisceaux médullaires de l'entre-nœud sont la suite directe de ceux formant le réseau nodal.

En tout cas, si ce sont là des faisceaux *surnuméraires* propres à la tige, ce sont des anastomoses surnuméraires entre les trajets médullaires de faisceaux normaux.

Conformément aux travaux de M. Dutailly sur les *Rheum*, le *Ricinus communis* (**20**, p. 57, 81), M. Baranetsky (**77**, p. 309) a décrit des faits analogues chez des *Rumex*. Les faisceaux médullaires de toutes ces plantes sont en connexion avec les faisceaux normaux, aux nœuds, et certains d'entre eux prennent place, sur les côtés du faisceau foliaire, dans le cercle normal.

Toutefois, M. Baranetsky a trouvé *quelques* faisceaux médullaires sans aucun rapport avec ceux du cercle normal (**77**, p. 311).

L'orientation et la disposition des faisceaux médullaires sont très variables.

Dans l'*Opoponax Chironium*, les plus internes ont une orientation inverse. Sous une ombelle, le centre de la moelle n'en possède pas, les plus internes ont toujours leur liber du côté interne, les faisceaux plus périmédullaires ont leur liber sur le côté ou plus ou moins obliquement. Dans le *Ferula communis*, les faisceaux normaux ne sont même plus sur un cercle régulier et ceux de la moelle ont ue orientation de plus en plus inverse, à mesure que l'on s'approche du centre. Souvent deux faisceaux sont accolés bois à bois. Tous ces faisceaux libéroligneux, pourvus d'un cambium, sont dans un ordre aussi dispersé que ceux des tiges de **Monocotylédones**.

Ces structures complexes paraissent dues à des dispositions analogues à celles rencontrées chez l'*Œnanthe crocata*, et chez le *Begonia discolor*.

Les parties libéroligneuses repoussées dans la moelle à chaque insertion foliaire, ou aux réunions des pédicelles, proviennent des feuilles ou des fleurs.

### *Araliées.*

D'après les travaux antérieurs, les *Aralia* pourvus de faisceaux médullaires dans la tige offrent des dispositions identiques à celles des **Ombellifères**.

On a vu, que l'*Hedera Helix* présente au sommet du pétiole, à la jonction des cinq nervures foliaires principales, les courts trajets médullaires de quelques faisceaux. Dans des pétioles portés par des rameaux dressés, on trouve à la base deux faisceaux libéroligneux tout à fait enfouis dans la concavité de l'arc formé par les autres.

**Aralia spinosa** *L.* — Je place ici l'étude de l'*Aralia spinosa* qui ne renferme des faisceaux médullaires que dans la feuille et dans l'inflorescence.

Dans le **pétiole**, ils sont inverses et accolés aux normaux par le bois. L'étude de la base du pétiole de la dernière foliole terminale montre le changement d'orientation, par lequel les deux faisceaux qui occupent les extrémités de l'arc se placent à la face interne des avant-derniers. Et cela, en tournant peu à peu autour du sommet trachéen de l'avant-dernier faisceau, accomplissant ainsi une rotation de 180°. (Cette fameuse rotation si simple, à laquelle Hovelacque et M. Hérail ne pouvaient croire dans le *Tecoma radicans*) (fig. XVIII, 32).

Dans plusieurs des groupes de faisceaux formant l'arc normal, les plus latéraux se recourbent ainsi à la face interne des autres. On trouve parfois deux faisceaux opposés : l'un médullaire, l'autre normal, ayant la partie ligneuse commune.

Ces faisceaux médullaires appartiennent aux folioles, ils se remettent en orientation et place normales, vers le haut et vers le bas du pétiole commun. La gaine des feuilles n'a qu'un arc de faisceaux.

La disposition de la figure 32 persiste dans la partie inférieure de la nervure médiane.

L'**inflorescence** est très rameuse ; une de celles que j'ai examinées a quatre branches terminées chacune par un *corymbe d'ombelles*.

Presque tous les pédicelles floraux n'ont pas de faisceaux médullaires. Sur plusieurs ombelles examinées, une seule avait trois pédicelles (sur quinze) pourvus de faisceaux médullaires libériens.

L'un d'eux avait six faisceaux libéroligneux normaux, et deux libériens médullaires dont un au centre. Dans ceux qui n'ont pas de faisceaux médullaires, quelques faisceaux du cercle normal sont libériens; ce sont probablement ces faisceaux libériens normaux qui passent dans la moelle lorsque les autres se réunissent en un cercle.

A la base de l'ombelle, les pédicelles se réunissent successivement. Il se forme ainsi, avant même l'insertion des pédoncules les plus externes de l'ombelle, un enchevêtrement de faisceaux d'où résulte *un cercle* renfermant cinq ou huit faisceaux libéroligneux inverses. Ces faisceaux médullaires proviennent donc des faisceaux normaux des pédoncules.

Au-dessous du corymbe terminant l'axe de l'inflorescence totale, il y a neuf faisceaux médullaires.

Au point de jonction de deux branches de l'inflorescence, des faisceaux normaux peuvent passer dans la moelle; d'autres fois, les faisceaux formant la ligne de contact des deux cercles de faisceaux reprennent rapidement place normale, au-dessous de la jonction qui les a mis dans la moelle.

En suivant, de haut en bas, les trois faisceaux médullaires qui existent dans une grosse branche latérale de l'inflorescence, on voit l'un d'eux diminuer peu à peu et disparaître au sein de la moelle. Parmi les deux autres, l'un se place en contact latéral avec le liber normal, plus bas il s'isole de nouveau dans la moelle, l'autre retourne en place normale pour toujours. Le seul médullaire restant rejoint de nouveau le liber normal et semble y demeurer définitivement.

*Résumé.* — Les faisceaux médullaires du pétiole et ceux de l'inflorescence, chez l'*Aralia spinosa*, sont des trajets médullaires de faisceaux normaux retournant en place normale en haut et en bas. Ils peuvent cependant se terminer dans la moelle, en pointe aveugle basipète.

COMPOSÉES.

Les faisceaux anormalement placés dans la tige sont très nombreux chez les **Composées**, même chez les **Tubuliflores** (DC.) et en particulier chez les **Cinarées**.

J'ai déjà signalé le parcours des faisceaux dans la feuille. Les observations concordent avec les opinions de WEISS, de GRIGNON, de KRUCH, basées sur d'autres faits.

Dans de nombreuses **Composées**, au départ des faisceaux foliaires, surtout des latéraux, les faisceaux sortants parcourent un certain trajet, sur la face dorsale d'un faisceau du cercle normal. Ce dernier faisceau paraît alors périmédullaire.

Dans le *Cardopatium corymbosum*, on trouve *ainsi* des faisceaux libéroligneux périmédullaires, et même j'ai trouvé un îlot libérien dans le sclérenchyme interne d'un faisceau ligneux (fig. XXV). En outre, dans la région péricyclique, il existe des faisceaux libéroligneux, à orientation inverse et pourvus d'un cambium.

A la base d'une tige vigoureuse de *Kentrophyllum lanatum*, près d'un nœud, il y avait un faisceau médullaire dont le liber était entouré totalement par un cercle ligneux pourvu de vaisseaux. Ce faisceau provenait du cercle normal, en haut, comme en bas. Au-dessus de l'insertion d'un foliaire latéral, on voyait, de haut en bas, le liber normal d'un faisceau faire hernie dans le bois en le refoulant. Le bois arrivait ainsi à entourer le liber, et formait un faisceau libéroligneux concentrique qui passait dans la moelle en face du foliaire rentrant, comme nous l'avons vu chez les **Campanulacées**, le *Tecoma*, etc. Après un trajet médullaire dépassant 1 centimètre, le cercle ligneux de ce faisceau s'ouvrait du côté externe et le liber se plaçait au milieu du faisceau foliaire latéral, qui plus haut l'avait chassé dans la moelle. Le bois médullaire prenait place également dans ce faisceau.

Ces exemples se rapprochent tout à fait des dispositions

figurées par Kruch [67] chez des *Liguliflores* à faisceaux périmédullaires très réduits (*Crepis setosa*, *Urospermum picroides*).

En outre des faisceaux médullaires, ou en leur absence, on trouve, *dans le péricycle*, des faisceaux à orientation

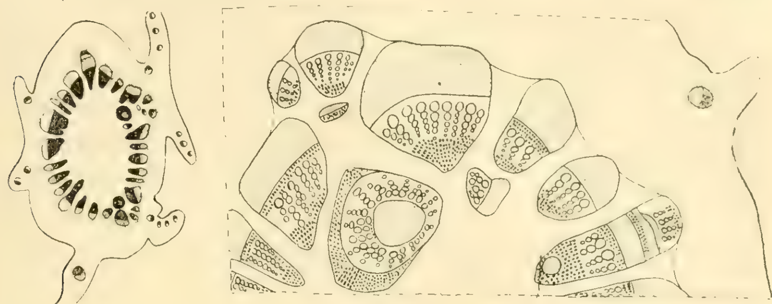


Fig. XXV

1. Tige de *Cardopatium corymbosum*, montrant quelques faisceaux médullaires en face des récentes insertions foliaires. — 2. Partie plus grossie de la même tige.

très variable, souvent inverse, libéroligneux ou libériens, qui ne sont que des faisceaux foliaires (*Centaurea solstitialis*, etc.). M. Vuillemin [32, p. 95] en a déjà signalé de nombreux exemples et donné exactement leur origine foliaire, notamment dans l'*Achillea filipendulina*.

Dans le *Madia sativa*, un des faisceaux foliaires latéraux forme un faisceau concentrique, péricyclique sur un certain parcours, et placé alors sur le dos d'un autre faisceau. De même chez l'*Atractylis cancellata*.

Le faisceau n'est pas concentrique, mais offre le même trajet, chez des *Anthemis*.

Surtout dans les tiges pourvues d'ailes prolongeant des feuilles décurrentes, il y a des faisceaux corticaux à orientation très diverse.

Dans l'écorce d'*Helenium autumnale* L., un gros faisceau libéroligneux accompagné de plus petits faisceaux formant un cercle, se rencontre parfois (1).

(1) Ces dispositions, dans les **Composées**, ont été observées d'une façon incidente en étudiant l'appareil sécréteur. Je ne les ai pas spécialement recherchées, elles doivent être très fréquentes.

*Résumé.* — Chez les **Composées**, les faisceaux aormalement placés des feuilles sont des trajets de faisceaux, normaux à d'autres niveaux, quelques-uns de ces faisceaux peuvent avoir un trajet médullaire dans la tige. D'autre part, des faisceaux normaux de la tige peuvent avoir un certain trajet médullaire. Les faisceaux passant dans la moelle ou restant dans le péricycle ou dans l'écorce viennent des capitules ou des feuilles. De haut en bas, ils peuvent se terminer anormalement, ou prendre place dans le cercle normal.

D'après les travaux de Kruch et de M. Vuillemin, les faisceaux médullaires des **Liguliflores** se placent, aux nœuds, dans le cercle normal ou dans les rameaux axillaires (1).

### ŒNOTHÉRACÉES.

L'oxalate de chaux en raphides et le mucilage, très abondants l'un et l'autre dans les plantes de ce groupe, rendent l'étude des feuilles assez difficile. Néanmoins, il est intéressant de constater le parcours des fascicules criblés antérieurs. On peut les suivre sur des coupes assez volumineuses, car ils n'existent que sur la nervure médiane et ne montent pas très haut, en cette situation.

**Œnothera graveolens** *Desf.* — Le liber antérieur des feuilles continue le liber périmédullaire, placé dans la tige en face des traces foliaires. En montant dans la nervure médiane, les fascicules criblés qui le constituent gagnent peu à peu les bords de l'arc ligneux et prennent, les uns après les autres, une place normale, sur les bords libériens de la nervure médiane ou d'une nervure qui en part.

A 1 centimètre environ du sommet du limbe, il ne reste qu'un seul petit îlot, latéral sur la face antérieure du bois et dans le prolongement de l'arc libérien normal dont le bord serait recourbé.

Les nervures latérales ne possèdent du liber antérieur que

(1) Après le contrôle de quelques faits, en particulier chez les **Sonchus**, je considère le travail de Kruch comme très exact.

très rarement. Seules les plus volumineuses, et seulement près de leur insertion, ont un arc ligneux que le liber entoure complètement ou presque complètement. A mesure qu'elles s'éloignent du milieu du limbe, leurs fascicules libériens latéro-antérieurs deviennent de plus en plus latéraux et partent dans les nervures qui se détachent des bords de l'arc libéroligneux; mais dans ces nervures, ils se trouvent en situation normale.

**Œnothera biennis** *L.* — M. Lamounette [53] y a signalé le développement tardif du liber antérieur et sa situation en face des deux extrémités de l'arc ligneux.

Dans une feuille où le liber antérieur est ainsi disposé, on observe d'un côté, au départ d'une nervure latérale, que le fascicule antérieur le plus latéral et le plus volumineux se place dans le liber normal de l'arc médian (fig. XXVI).

Il occupe alors une des extrémités du liber normal, et plus haut, il constitue une partie du liber normal d'une nervure secondaire.

Dans une feuille ayant 20 centimètres de long, et cueillie sur plante fleurie, il n'y a, à 35 millimètres du sommet, aucun fascicule libérien antérieur. Plus bas, sur la nervure médiane, on voit les faisceaux les plus latéraux de l'arc libérien normal se placer latéralement au bois, puis passer à la face antérieure, lors de la jonction d'une petite nervure à la médiane, suivant le schéma (VII) de la figure XL, page 272.

L'adjonction de nouveaux faisceaux libériens à la face antérieure, par cette méthode, et la jonction des nervures à la médiane poussent peu à peu les premiers faisceaux antérieurs vers le centre de la nervure médiane, en les éloignant des bords.

M. Lamounette [53, p. 227] signale que les premières feuilles paraissant au-dessus des cotylédons n'ont pas de liber interne. Il y est sans doute tardif, car les feuilles radicales m'ont toujours montré du liber interne. De même, Lamounette n'a pas rencontré de liber interne dans l'axe hypocotylé, à l'époque de l'épanouissement des cotylédons. Mais il doit y apparaître plus tard, car les faisceaux libériens médullaires se poursuivent jusque dans la racine de la plante âgée.

La formation du liber interne est donc tardive dans cette famille. Lamounette avait fait remarquer la coïncidence de l'apparition tardive de ce tissu avec la faible hauteur où il monte dans les feuilles et aussi avec sa situation en face des extrémités de l'arc ligneux.

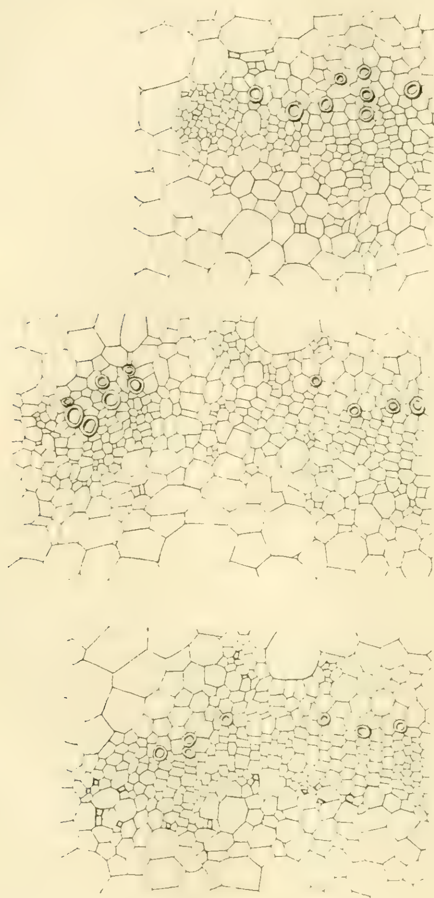


Fig. XXVI

1, 2, 3. *Œnothera biennis* L. Jonction d'une nervure latérale à la médiane, montrant comment le bord libérien de cette dernière devient fascicule du péridesme antérieur (dans l'espace et non dans le temps).

Je crois avoir montré que ce liber antérieur est une partie du liber normal, et que la course de ces faisceaux explique leur situation sur la nervure médiane. Dès lors, comme ils occupent en partie les bords de l'arc normal, ils se forment bien après les parties médianes de cet arc et les coïncidences signalées par Lamounette se trouvent expliquées.

Un autre fait important à signaler, est l'existence du liber médullaire dans l'axe épicotylé, avant qu'il n'apparaisse dans l'hypocotyle. Comme plus tard on peut, sans trouver de discontinuité, suivre les faisceaux internes de l'axe aérien jusqu'à la racine, il en résulte *qu'ils apparaissent de haut en bas.* Ce fait très important ressort aussi, pour d'autres familles, de la comparaison entre

ce que Lamounette signale chez les jeunes plantules et ce que l'on trouve à l'état adulte : ex. **Solanées**.

Convolvulacées. — **Ipomæa purpurea**.

La nervure médiane des feuilles montre, à cinq ou six millimètres du sommet, des îlots de liber antérieur placés latéralement (fig. XXII, 53) comme chez l'*Œnothera*, mais s'étendant bien plus près du sommet.

Leur disposition indique une course analogue.

Sur une nervure latérale de la feuille figurée (fig. XXII, 52), on trouve aussi des faisceaux antérieurs provenant des nervures à structure normale, ainsi que le montre la suite des figures 54.

Suivons de haut en bas cette nervure latérale *a*. En 5, il y a déjà deux fascicules antérieurs médians; en 4 il n'y en a plus qu'un seul, provenant peut-être de la fusion des deux précédents. Voici ce que l'on observe sur la série complète des coupes suivantes. Un peu au-dessus de la jonction des nervures *a* et *b*, et au niveau de réunion d'une petite nervure latérale droite avec la nervure *a* (fig. XXII, 54, 1), le fascicule criblé *i*, le plus à gauche de cette nervure *a*, passe peu à peu à la face antérieure. La nervure *b* possède un fascicule antérieur, de sorte qu'après l'union des nervures *a* et *b*, le nouveau fascicule antérieur, issu du liber normal, forme la partie médiane du liber antérieur que l'on observe au niveau 3. En 2, il y a encore trois faisceaux antérieurs libériens, mais plus volumineux.

Les petits faisceaux latéraux, se détachant de la nervure médiane près du sommet du limbe, n'ont pas de liber antérieur.

*Tige*. — Le liber périmédullaire de la tige est la suite de celui des feuilles et des rameaux. En outre, au-dessus de la trouée foliaire où s'insère aussi le rameau axillaire, en deux points symétriques par rapport au plan de symétrie de la feuille, le liber normal traverse les tissus lignifiés, comme chez les **Campanulacées**. Mais le bois n'accompagne pas le liber dans la moelle.

Une partie du liber normal passe ainsi dans la moelle et s'y accole à des fascicules libériens déjà médullaires dans

l'entre-nœud supérieur. Ces fascicules desservent des feuilles insérées à un niveau plus élevé, et pénètrent dans la moelle, après un parcours normal.

*Résumé.* — Le tissu criblé périmédullaire de la tige d'*Ipomea* comprend :

1° Du liber devenu antérieur dans les nervures foliaires et formant, avec d'autres fascicules semblables, des sympodes se prolongeant jusque dans la tige ;

2° Du liber normal, ne devenant médullaire qu'après un trajet normal dans la tige ;

3° D'autres faisceaux médullaires proviennent de la fleur, ils seront étudiés plus tard.

### GENTIANÉES.

Cette intéressante famille a été récemment l'objet d'une monographie anatomique de la part de M. Perrot [**74**]. L'auteur, qui s'attachait surtout aux caractères ayant une importance taxinomique, avec juste raison, a laissé de côté l'étude du liber antérieur dans les feuilles.

Grâce à l'amabilité de M. Perrot, j'ai pu examiner la belle collection histologique qu'il avait formée en vue de son travail. Je ne donne ici qu'une partie des résultats de cet examen, avec mes recherches personnelles.

Dans le genre **Gentiana**, certaines espèces montrent un grand développement du liber antérieur ; chez d'autres, au contraire, ce tissu est très réduit et n'existe que sur la nervure médiane.

*Gentiana lutea.* — En appelant de premier ordre les grandes nervures longitudinales, de second ordre celles qui en partent et ainsi de suite, les nervures de premier et de second ordre ont de nombreux fascicules criblés antérieurs. Les nervures de troisième ordre ont un liber entourant presque le bois, c'est-à-dire formant un arc dont les extrémités se rejoignent presque, au-dessus du bois. Parfois même, il existe un petit îlot criblé antérieur et isolé. Les nervures de quatrième ordre n'ont plus aucune indication de liber antérieur.

Ainsi, l'on voit toujours que le premier indice du liber antérieur dans les feuilles est marqué sur les nervures, par

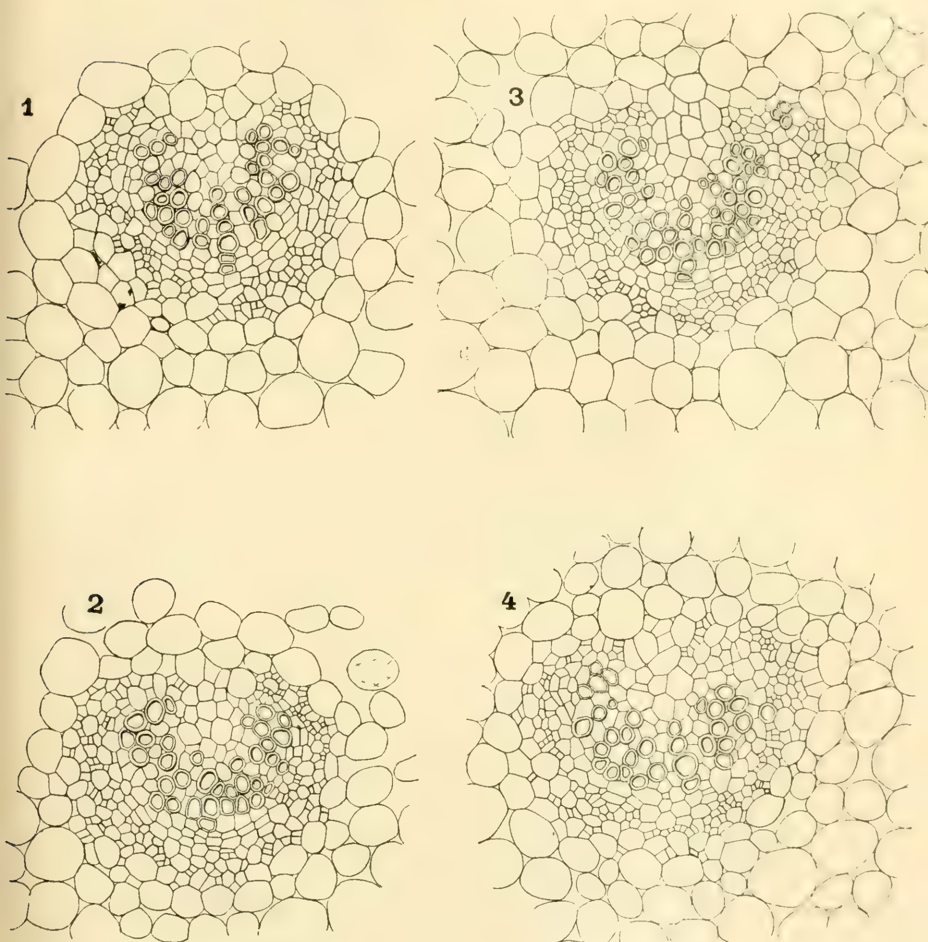



Fig. XXVII — Fig. XXVII (*suite*)

Nervure médiane de *Gentiana Pneumonanthe* L. à la base de la feuille montrant comment les bords de l'arc libéroligneux deviennent liber antérieur, de haut en bas, et formeront le liber périmédullaire de la tige. G. = 270 *d*.

la tendance de l'arc libérien à se fermer en cercle au-dessus du bois.

Le *Gentiana Pneumonanthe* forme un deuxième type,

opposable au *G. lutea*. Ses feuilles ont trois nervures longitudinales, seule la nervure médiane montre des fascicules libériens antérieurs.

Tout à fait à la base, le liber antérieur forme deux petits îlots qui, à mesure que l'on remonte vers le sommet du limbe, se rapprochent des bords de l'arc ligneux. Ils arrivent au contact du liber normal et prennent place aux extrémités de l'arc libérien normal, bien au-dessous du milieu du limbe (fig. XXVII).

Les îlots criblés périmédullaires de la tige sont la suite inférieure de ces faisceaux libériens. Mais, il y a en outre des îlots criblés au centre de la moelle.

Le liber antérieur des feuilles est formé par les faisceaux normaux qui, de haut en bas, se placent à la face antérieure par les processus déjà exposés dans ce travail.

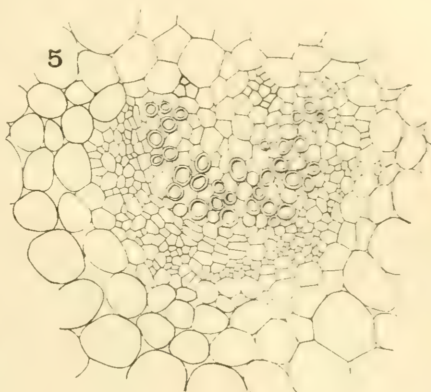
Ainsi, dans les feuilles de *G. septemfida*, le liber normal de la nervure médiane forme, à un certain niveau, un arc si recourbé, que ses deux bords se rejoignent presque, au-dessus du bois et y forment, à un autre niveau, deux îlots criblés antérieurs.

Cette même espèce, ainsi que *G. affinis*, *Halenia asclepiadeæ*, *Crawfurdia japonica* montre aussi dans certaines coupes transversales un seul fascicule criblé antérieur sur la nervure médiane. Mais il est alors placé juste devant le point d'union de la nervure médiane avec une nervure latérale plus petite (fig. XXII : 56, 57). Il provient évidemment de l'un des bords de l'arc libérien normal de l'une de ces nervures. Dans les feuilles de *Schultesia brachyptera*, quelques coupes successives montrent ce fait d'une façon indiscutable.

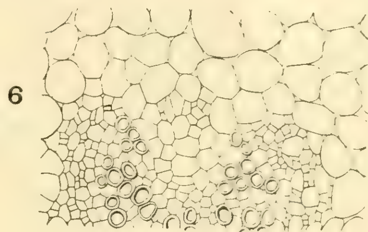
Chez le *G. saxosa*, où il n'y a pas ou presque pas de liber antérieur dans la feuille, on voit, près de la base de la nervure médiane, un petit îlot criblé placé exactement devant une corne de l'arc ligneux.

Dans de nombreuses espèces, la nervure médiane, et à sa base seulement, présente un ou deux faisceaux libériens antérieurs toujours très latéraux. Ex. : toutes les espèces du

sous-genre *Gentianella*; les *Gentiana bavarica* L. *G. verna* L. *G. scabra* Bunge. *Schultesia aptera*, *Eustoma exaltatum* (Lam.) Gr.




Chez d'autres (fig. XXII, 55) la nervure médiane elle-même n'a qu'un arc normal dont le liber remonte beaucoup sur les flancs de l'arc ligneux. Même à la base de la feuille, le liber antérieur n'est indiqué que par les extrémités du liber postérieur qui contournent les bords de l'arc ligneux. *Sabattia chloroides* Pursch, *Chlora perfoliata* Willd et presque toutes les *Erythræinées*.




*En résumé*, chez les **Gentianoïdées** le liber périmédullaire de la tige fait suite à celui des feuilles; et dans les feuilles, il fait suite au liber normalement placé. Ce dernier tend, de haut en bas, à entourer le bois des nervures et passe en partie à sa face antérieure (fig. XL, schéma IX).

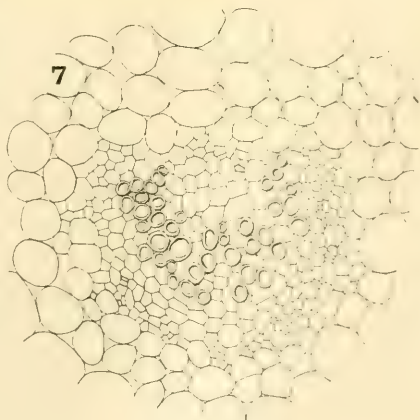



Fig. XXVII (*suite*)

On peut constater ce fait dans toutes les **Gentianées** où le liber antérieur ne monte pas trop haut sur les nervures principales.

Mais, on ne saurait affirmer qu'il en est de même lorsque le liber antérieur existe sur les petites nervures ou très près de l'extrémité des nervures principales.

M. Perrot a montré que le liber péridesmique ou médullaire n'existe pas chez les **Ményanthoïdées**.

Chez le *Limnanthemum nymphoides* Link, on trouve comme ébauche de faisceaux libériens antérieurs, une structure concentrique des cinq faisceaux foliaires, pendant leur trajet dans l'écorce du rhizome. Le médian est aussi concentrique par son bois, les deux latéraux ont leur bois sur un cercle ouvert antérieurement, et les deux plus petits latéraux ne sont concentriques que par leur liber. Dans le *pétiole*, le cercle libérien de chacun de ces cinq faisceaux est ouvert en avant; et dans les feuilles, on ne constate plus cette tendance du liber à entourer le bois.

Dans le *Menyanthes trifoliata* L. les faisceaux foliaires présentent, dans l'écorce du rhizome, une structure concentrique, par suite de la présence de deux ou de trois fascicules criblés antérieurs, quelquefois cribro-vasculaires, qui se replacent dans le cercle normal du rhizome.

## APOCYNÉES, ASCLÉPIADÉES, SOLANÉES.

**Vinca major** *L.* — Le liber supérieur ou antérieur est en nombreux fascicules, même sur les nervures latérales; il se prolonge directement dans la moelle de la tige. Jamais on ne voit le liber normal de la tige passer dans la moelle sur les bords de la trouée foliaire.

Les libers, externe et interne, peuvent être voisins en ce point, mais ils sont toujours séparés l'un de l'autre par le cambium, très réduit il est vrai.

Près du sommet de la feuille, la nervure médiane n'a pas de liber antérieur. A la face antérieure du bois, un îlot de cellules rondes, plus petites que leurs voisines, forme le péridesme antérieur (ou supérieur).

Plus bas sur la nervure médiane, un des fascicules libériens

latéraux de l'arc normal passe peu à peu, dans sa course longitudinale de haut en bas, à la face antérieure et il forme ainsi le fascicule antérieur le plus rapproché du sommet du limbe.

A $1^{cent}$,5 du sommet, dans une autre feuille, au point de jonction d'une forte nervure latérale avec la médiane, voici ce que l'on observe :

Les deux nervures sont déjà pourvues de nombreux îlots criblés antérieurs ; un peu au-dessus de leur réunion, une petite nervure n'ayant que deux files de vaisseaux se joint à la médiane du côté opposé à la grosse nervure latérale. Le liber de la petite nervure est en arc, mais lorsqu'elle est unie à la médiane, le fascicule criblé le plus éloigné du plan de symétrie de la feuille, du côté de cette jonction, gagne peu à peu la face antérieure du bois. De liber normal, il devient ainsi, en contournant le flanc du bois, fascicule criblé antérieur. Plus bas, une autre nervure s'accole sur le même côté de la nervure médiane, et le liber antérieur ne montre plus son origine. Au point de réunion des deux grosses nervures, aucun fascicule libérien ne devient antérieur.

Dans les feuilles de **Vinca minor** *L.* les nervures latérales sont totalement dépourvues de liber antérieur, et même de fibres sur cette face. Comme chez le *V. major*, les fascicules libériens antérieurs montent très près du sommet des feuilles. Mais, il y en a *au moins* une partie qui provient du liber normal, par les procédés déjà décrits et que j'ai observés ici.

Chez le **Periploca græca** *L.* il en est de même : parmi les fascicules libériens antérieurs de la nervure médiane, les uns reprennent place normale près du sommet de la feuille ; plus bas, les autres se prolongent sur les nervures de second ordre.

Les feuilles de *Periploca græca* ont de nombreuses nervures secondaires se détachant de la médiane, parallèles entre elles et aboutissant à deux nervures marginales longitudinales, très rapprochées des bords du limbe.

Dans une feuille ayant 11 centimètres de limbe et 1,6 de pétiole, la nervure médiane, à 15 millimètres du sommet, offre un seul fascicule criblé antérieur tout à fait latéral sur un côté, tandis que sur l'autre côté, le liber normal contourne de plus en plus le bois et, au-dessous de la jonction de deux nervures latérales à la médiane, il y aura deux groupes libériens à la face antérieure de l'arc total libéroligneux (fig. XXVIII, 22).

Les fascicules de liber antérieur placés sur les nervures marginales, ne les accompagnent pas jusqu'à leur extrémité supérieure. La plupart des nervures de second ordre possèdent un ou deux fascicules criblés antérieurs.

Parmi les **Solanées**. — Chez le **Nicotiana glauca** *Grah.*, le liber antérieur de la nervure médiane provient du liber normal, assez loin de la pointe de la feuille.

Sur la nervure médiane d'une feuille ayant 125 millimètres de longueur, dont 75 pour le limbe : à 5 millimètres du sommet, il y a un arc normal; plus bas, le liber déborde latéralement le bois. A 10 millimètres du sommet, par suite de l'adjonction des nervures latérales, il y a deux faisceaux antérieurs placés devant les extrémités de l'arc ligneux. Ces faisceaux se rapprochent ensuite du centre de l'arc, tandis que d'autres parties du liber normal deviennent antérieures, de la même façon.

Les nervures de second ordre se bifurquent à deux reprises près des bords du limbe et forment ainsi une espèce de nervure marginale, par l'union des dernières ramifications. Sur ces nervures, le liber antérieur ne disparaît qu'à la seconde bifurcation. Alors, il est placé devant la jonction des deux branches, après la bifurcation on ne le voit plus, mais je n'ai pas vu ce qu'il était devenu.

Il est probable qu'il a repris place normale dans l'une des nervures.

Chez le **Nicotiana Tabacum** *L.* le liber antérieur s'étend plus près du sommet de la nervure médiane ; à trois millimètres de ce point, on trouve un petit îlot criblé latéro-antérieur.

Dans les feuilles d'*Atropa Belladona*, la nervure médiane et les latérales qui en partent ont seules du liber antérieur, ces dernières sont disposées comme chez le *Nicotiana glauca*.

mais le liber antérieur existe encore après leur seconde bifurcation.

D'après M. Gérard, à la base des tiges jeunes de *Datura Stramonium* et d'*Atropa Belladona*, les faisceaux périmédullaires prennent une place normale [23, p. 376].

MYRTACÉES.

En 1883, Weiss cite les feuilles d'*Eucalyptus*, comme un exemple, où l'on voit le liber antérieur retourner en place normale vers le haut du limbe.

M. Lignier en 1887 [42, p. 400] étudia la famille des **Myrtacées**. Cet auteur dit, d'une façon un peu moins affirmative que pour les faisceaux médullaires libéroligneux des **Mélastomacées**, que les faisceaux libériens périmédullaires (de la tige) venant des feuilles doivent provenir des bords du liber normal qui se seraient recourbés à la face antérieure du bois. Dans des travaux plus récents, M. Lignier [49 et 50] a montré que, d'une façon générale, les dispositions si variées du système libéroligneux foliaire des **Dicotylédones** proviennent toujours du mode d'union de faisceaux libéroligneux normaux; l'ensemble subissant un plissement, pour tenir moins de place.

En 1891, M. G. Briosi a publié une belle monographie de la feuille d'**Eucalyptus globulus** *Labil* [63]; il y fait remarquer (p. 63) que ce qu'il esquissait déjà dans ses publications de 1881 sur l'anatomie de la feuille s'accorde dans le fond (si accorda invece) avec ce que Weiss avait trouvé. Pour lui, dans les feuilles verticales, les faisceaux libériens antérieurs se retrouvent jusque dans les ramifications de septième ordre (notation de M. Briosi). Dans les feuilles horizontales, celles de troisième ordre n'ont déjà plus de liber antérieur. Dans les cotylédons, ce liber cesse à la base de la nervure médiane. Mais, en décrivant le changement « des faisceaux bicollatéraux en faisceaux collatéraux », M. Briosi indique la disparition du liber mou antérieur, sans parler du changement

de situation de celui-ci. Il note cependant qu'au point de disparition du liber mou antérieur, le liber mou postérieur est plus développé.

Les fibres péridesmiques sont pour M. Briosi du *liber dur*, le liber dur antérieur disparaît subitement avant les terminaisons ultimes des nervures. Cela est donc bien en opposition avec l'opinion de Weiss, puisque d'après M. Briosi le liber supérieur ou antérieur reste à la face antérieure du bois jusqu'à sa disparition.

Il ressort de mes investigations, sur les feuilles de l'**Eucalyptus**, que la description de M. Briosi est exacte, sauf pour la nervure médiane. Cette dernière est constituée comme Weiss l'avait indiqué et comme M. Lignier le supposait pour de nombreuses raisons.

J'insisterai sur la variabilité du mode de parcours des faisceaux libriens antérieurs, aux divers niveaux de la feuille.

*Nervure médiane.* — Prenons comme exemple celle d'une feuille verticale ayant un limbe de 24 centimètres de long. Sur un centimètre, au-dessous du sommet, elle est formée d'un arc *libéroligneux normal*. A un centimètre du sommet, on observe un fascicule antérieur placé devant une moitié de l'arc, entre le bois et les fibres antérieures. A 11 millimètres, cet îlot criblé antérieur est moins net, on croirait du simple parenchyme formé de petits éléments. Alors, on voit le bord latéral de l'arc normal s'avancer jusqu'à son contact, un groupe criblé se détache de ce bord et reste à la face antérieure, et il y est définitivement placé lorsqu'une nervure latérale est venue s'insérer sur le bord de la médiane.

Le faisceau latéral a, pour ainsi dire, chassé à la face antérieure le bord libérien de la nervure médiane. Dès lors, ce fascicule antérieur est très visible et assez volumineux.

A 12 millim. 5, on retrouve le fascicule précédent, mais il n'y a, de l'autre côté, qu'un peu de parenchyme situé symétriquement. On voit alors du liber normal venir grossir ce fascicule parenchymateux antérieur, mais d'une autre façon

que la précédente. Une assez forte nervure latérale s'insère; dès qu'elle est unie à la médiane, son liber, qui forme dès lors la partie la plus latérale de l'arc libérien total, remonte vers la face antérieure, touche le groupe parenchymateux qui y existe déjà, et s'isole de l'arc libérien normal. Dès lors, le faisceau antérieur de ce côté est plus gros et nettement libérien.

Ainsi donc, les deux fascicules criblés antérieurs les plus proches du sommet du limbe proviennent de faisceaux normaux.

Plus bas, à 27 millimètres environ du sommet, deux nervures (*a* et *b*) s'insèrent sur la médiane (M) : l'une à droite, l'autre à gauche.

Aucune de ces nervures latérales n'a de liber antérieur ou interne ; cependant, à l'insertion de chacune d'elles, une partie du liber normal de la nervure médiane passe à la face antérieure, ainsi que les fibres qui l'accompagnent.

En outre, à la jonction de la nervure *b*, une partie du liber normal et quelques fibres de la face postérieure de cette nervure *b* passent aussi à la face antérieure du faisceau total (fig. XXVIII, 12).

Un peu au-dessus de la jonction, un important fascicule libérien de M remonte sur le flanc de la nervure médiane; la nervure *b* montre aussi un mouvement de bascule élevant (1) son bord en regard de M (fig. XXVIII, 11) (2).

Les nervures partant de la médiane, au moins sur 5 centimètres au-dessous du sommet, n'ont pas de *liber antérieur*, celles qui s'en détachent plus bas en montrent.

Sur cette même feuille, la nervure médiane, à 5 centimètres du sommet, possède, outre l'arc libéroligneux postérieur, une bande antérieure de liber avec deux très petits

(1) Ou *avançant*, pour employer un langage mieux approprié aux expressions face antérieure et face postérieure.

(2) Tous ces faits ont été suivis sur des séries basipètes de coupes traitées au vert d'iode et à l'hématoxyline, ils sont très visibles, et il ne peut y avoir d'erreur d'interprétation.

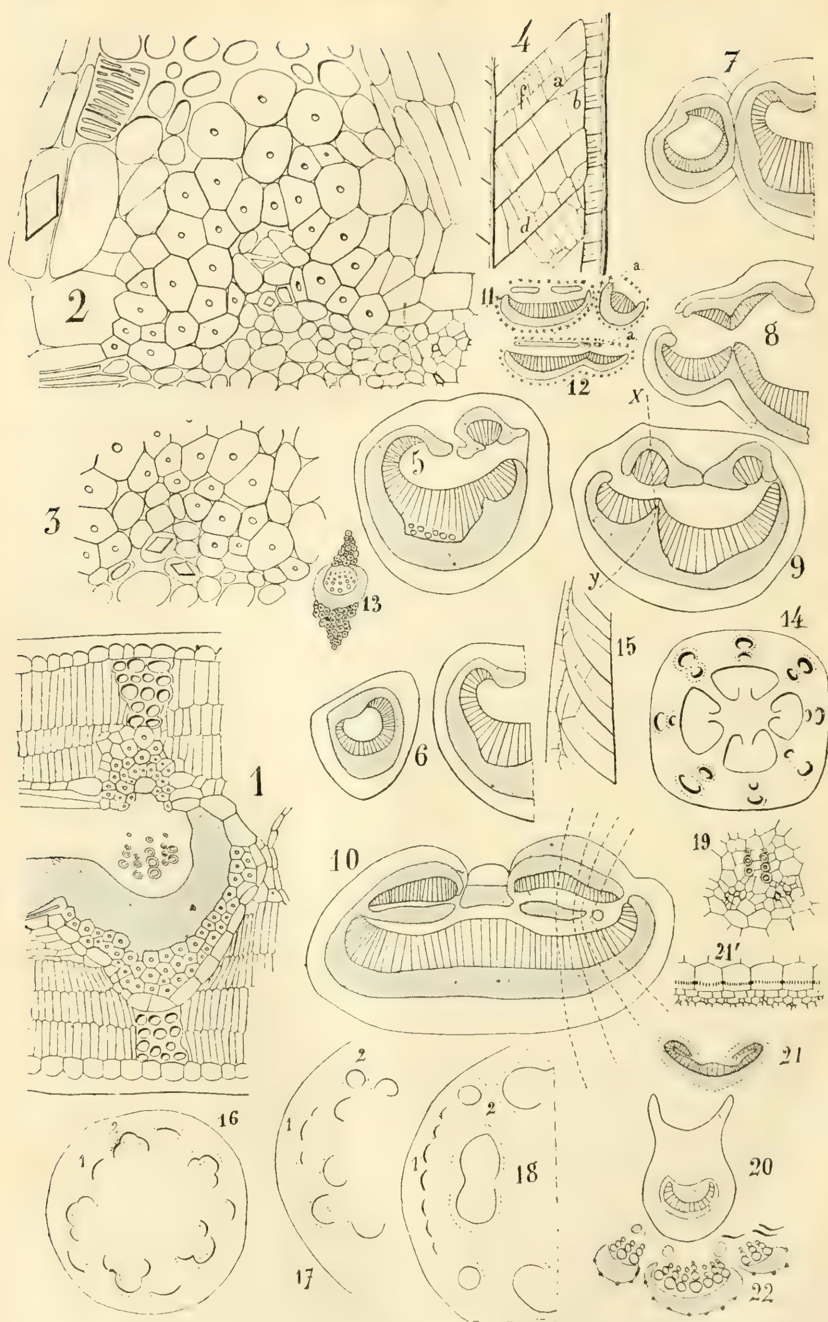



Fig. XXVIII

groupes vasculaires latéraux, ayant l'un deux rangs de vaisseaux, et l'autre trois.

Ces faisceaux antérieurs proviennent vraisemblablement des bords libéroligneux de la nervure, ainsi que l'étude d'une autre feuille verticale me l'a montré.

M. Briosi dit, au contraire, qu'un peu au-dessus du pétiole il n'y a pas de liber entre les trois principaux groupes libéroligneux, mais du collenchyme.

Cette feuille, longue de 12 centimètres, ne montre sur la nervure médiane, à 4 centimètres du sommet, aucun *vaisseau* contre son liber antérieur; ce dernier tissu forme une bande, divisée plus ou moins nettement en deux moitiés et reliée latéralement au liber normal.

Plus bas, d'un côté d'abord, s'insère une grosse nervure latérale, créant, par sa jonction, un gros fascicule libéroligneux antérieur. Encore plus bas, une autre grosse nervure latérale en fait autant de l'autre côté. Suivons l'une de ces jonctions, les deux sont du reste identiques, je m'en suis assuré.

Appelons M et L le faisceau médian, et les latéraux. Avant leur jonction (fig. 6), on voit le faisceau latéral L s'appro-

Fig. XXVIII.

1. Nervure marginale d'*Eucalyptus globulus* Labill, montrant la situation du liber antérieur (ou supérieur). G = 100 *d*. — 2. Ilot libérien antérieur de la figure 1. G = 300 *d*. — 3. Même ilot libérien, plus haut sur la nervure. — 4. Nervation d'une feuille verticale. Les lettres *a,b,c,d,e.f* indiquent les directions des coupes pratiquées dans ce lambeau foliaire. — 5. Nervure médiane près du sommet d'une feuille verticale. — 6, 7, 8, 9. Même figure que 5, mais à des niveaux de plus en plus loin du sommet de la feuille, et montrant la jonction d'une forte nervure latérale à la médiane. — 10. Nervure médiane dans le pétiole, les lignes pointillées découpent les portions libéroligneuses formant successivement les nervures latérales; la première qui se détache est la nervure marginale. — 11 et 12. Nervure médiane recevant une nervure latérale, près du sommet de la feuille. Deux groupes libériens normaux passent à la face antérieure du bois. — 13. Lambeau d'une feuille horizontale d'*Eucalyptus globulus* montrant les principales nervures. — 14. Section transversale de l'ovaire de *Fuchsia coccinea*. — 16, 17, 18. Base de la fleur d'*Ipomea purpurea*, à divers niveaux de plus en plus élevés, les faisceaux 1 et 2 se modifient. Concentriques ou normaux en 18, ils deviennent pourvus de liber interne en 16. — 19. Un faisceau du calice d'*Ipomea purpurea*. — 21. Système libéroligneux du pétiole commun de la feuille de *Cobœa scandens* Cav. Le pointillé marque la place de l'endoderme, représenté en 21′ avec ses plissements subérifiés. — 20. Pétiole d'une foliole de la feuille précédente. — 22. *Periploca græca*. Jonction de deux nervures latérales à la nervure médiane près du sommet de la feuille. Le plus volumineux des fascicules antérieurs de gauche s'est détaché du liber normal un peu au-dessus de la coupe figurée. — *l*. Laticifères.

cher du médian M, tout en portant plus en avant le côté le plus proche de la nervure. Le bord ligneux de cette nervure M est également recourbé. Le contact entre les bois des deux nervures s'établit un peu au-dessous des extrémités latérales en présence (fig. 7), isolant ainsi à la face antérieure les deux extrémités libéroligneuses normales en présence (fig. 8). Ces extrémités d'arcs se soudent en un seul faisceau. Le liber interne ou antérieur de la nervure L se place ainsi à la jonction de l'arc libérien postérieur et de l'arc libéroligneux antérieur.

D'autres nervures s'ajoutant de la même façon, le liber antérieur de la nervure L sera, dans la nervure médiane, repoussé peu à peu entre l'arc postérieur normal et le faisceau latéro-antérieur.

La ligne XY de la figure 9 montre la portion de la nervure médiane formant la latérale.

Les lignes successives pointillées, tracées sur la figure 10 qui représente le pétiole, montrent les tissus formant les nervures latérales successives de bas en haut.

Les grandes nervures marginales, qui se joignent à la médiane dans le haut du pétiole, se comportent d'une façon identique à ce que nous venons de voir.

Toutefois, l'une d'elles, avant sa jonction à la médiane, reçoit une autre nervure plus petite. Le liber antérieur de cette dernière se place normalement dans l'arc résultant de leur fusion et reste encore en place normale dans le système libéroligneux de la base du pétiole.

Au-dessus de l'insertion à la tige, le système foliaire s'ouvre par l'éloignement des bords internes des faisceaux libéroligneux antérieurs. Ces faisceaux se soudent au médian postérieur. Ainsi, le liber extérieur des faisceaux antérieurs (restant appliqué contre les vaisseaux de ces faisceaux) se placera dans le cercle périphérique de la tige. Il en sera de même du liber qui continue le liber antérieur des nervures marginales : la soudure des trois faisceaux foliaires principaux doit le laisser en dehors du bois.

Ainsi *tout le liber antérieur, compris entre les deux faisceaux latéro-antérieurs du pétiole et provenant du liber normal vers le sommet du limbe de la feuille, passe dans la moelle de la tige.*

Le liber placé entre le bois des trois faisceaux du pétiole, et qui est la suite du liber antérieur des nervures latérales, reste aussi dans la moelle.

Les faisceaux libéroligneux antérieurs, suite des bords latéraux de faisceaux normaux, retournent en place normale dans la tige. Le liber placé en face des trachées de ces faisceaux n'a pas la même destination qu'eux, vers le haut ; et vers le bas, il reste contre les trachées de l'arc postérieur et passe dans la moelle de la tige.

*Nervures latérales à la médiane.* — Je n'ai pas encore décrit totalement le parcours du liber antérieur des nervures latérales et des marginales. Nous savons où il se place, dans la nervure médiane et dans la tige, mais, quelle est sa terminaison vers le haut ? En quittant la nervure médiane, les nervures latérales ont un cercle complet de liber autour d'un arc ligneux. A ce niveau, la limite entre le liber antérieur et le liber postérieur ou normal n'est pas tranchée. Elle ne le sera que plus loin de la nervure médiane, alors le liber antérieur formera un îlot placé entre le bois et les fibres antérieures du faisceau. On retrouve le liber antérieur en cette situation, près de la nervure marginale ; souvent alors, il occupe une situation un peu latérale, par rapport au plan de symétrie du faisceau. Le liber postérieur est aussi asymétrique, il avance sur les côtés, et plus d'un côté que de l'autre : situation que l'on remarque, nous le savons, lorsque le liber normal passe à la face antérieure.

Sur la petite nervure *b* (fig. XXVIII, 4), se détachant comme une bifurcation de la nervure *a*, il n'y a aucun liber antérieur, mais l'arc libérien est très recourbé autour du bois. Une nervure parallèle aux précédentes, mais plus petite (*f*, fig. 4), insérée aussi sur la médiane, possède du liber antérieur, près de la médiane seulement. Si on la suit, on arrive

à un point où le liber antérieur, assez réduit, cesse brusquement ; cela arrive, il est vrai, au départ d'une nervure partant à angle droit de celle suivie ; néanmoins, je n'ai pas vu le liber normal en relation en ce point avec le fascicule antérieur.

Peut-être que le départ des nervures à angle presque droit empêche l'observation, la finesse des fascicules libériens, qui au départ seraient vus en long, nécessiterait des coupes très minces et la perte d'aucune. En tout cas, avec les moyens d'investigation que j'ai employés, je ne puis que confirmer l'opinion de M. Briosi. Si pour la nervure médiane on observe le passage des fascicules normaux à la face antérieure, cela ne serait guère possible si les nervures en partaient à angle droit. Aussi ce n'est qu'avec une certaine réserve, que je confirme le fait cité par Briosi, d'autant plus que cet auteur dit qu'au point où le liber mou antérieur disparaît, le liber postérieur augmente de volume.

*Petites nervures se détachant des nervures latérales obliques.* — Une coupe telle que *d* (fig. 4) ne montre pas de liber antérieur sur les faisceaux ; mais le liber normal forme un arc presque refermé au-dessus du bois.

Pour moi, ces nervures sont de troisième ordre, la notation de M. Briosi les fait de septième ordre. Dans les plus petites nervures, le liber est souvent placé sur *un côté latéral* du bois et non au-dessous.

*Nervures marginales.* — Dans la grande feuille verticale ayant 24 centimètres de long, une nervure marginale suivie de haut en bas ne montre pas de liber antérieur sur les 5 centimètres près du sommet. Dans cette région cependant, la feuille a un mésophylle entièrement palissadique et un liber normal bien développé (la symétrie du mésophylle n'est donc pas la cause de la symétrie bifaciale des faisceaux à double liber).

Dès le troisième centimètre au-dessous du sommet, il existe, entre les fibres antérieures et le bois, des cellules lignifiées à parois plus minces que celles du bois. Mais ce n'est qu'à 5 centimètres, que se trouve le liber antérieur, enfoncé dans le paquet de fibres antérieures, comme le représentent les figures XXVIII, 1 et 2.

J'ai examiné, sans toutefois suivre l'ordre, *toutes* les coupes de la région où se termine le liber antérieur. En aucune coupe, je n'ai pu voir de relation entre le fascicule se terminant et le liber des nervures qui partent de la marginale.

Le liber antérieur des nervures marginales se termine donc anormalement, vers le haut, dans le paquet antérieur de fibres.

*Nervures placées entre la nervure marginale et le bord collenchymateux de la feuille.* — Des sections parallèles au bord de la feuille et longues de 15 millimètres ne montrent du liber antérieur sur aucune nervure.

Sur quelques-unes cependant, mais non les plus grosses, quelques cellules avec cristaux octaédriques d'oxalate de chaux sont placées entre le bois et les fibres antérieures, mais ce n'est pas du liber bien caractérisé.

Quant au liber normal, il avance sur les côtés du faisceau, jusqu'aux fibres antérieures. Pour M. Briosi, ces nervures sont de troisième et quatrième ordre, et leur faisceau est bicollatéral.

Les **feuilles horizontales** des jeunes arbres n'ont pas les nervures *marginales* aussi nettement marquées (fig. 15). Ces nervures se composent d'arcs successifs, faisant chacun suite à une nervure latérale oblique. Sur ces dernières, il y a du liber antérieur, même sur celles qui n'atteignent pas la marginale.

Celles qui contribuent à la formation de la marginale offrent d'autant moins de liber antérieur qu'on les sectionne loin de la nervure médiane, et elles en ont bien moins encore dans leurs parties formant la marginale. On n'en retrouve plus sur chacune d'elles, avant qu'elle rejoigne l'autre arc marginal, situé au-dessus et qui prolonge également une nervure latérale.

La *nervure médiane*, près du sommet du limbe, a deux fascicules latéro-antérieurs libériens (à un centimètre du sommet pour une feuille de 6 centimètres de limbe). A 5 millimètres du sommet, il n'y a plus de liber antérieur. Toutes

les autres dispositions rencontrées dans les feuilles verticales se retrouvent sur cette nervure médiane et dans le pétiole.

**Le liber médullaire de la tige**. — Ce liber périmédullaire prolonge celui des feuilles ; en plus, au niveau de l'insertion du bourgeon axillaire, au-dessus de celle de la feuille, on voit des cellules former une traînée traversant, en direction radiale, les faisceaux libéroligneux de la tige, et cela en deux points symétriques par rapport à la trouée foliaire.

Je ne sais s'il y a du liber avec ces cellules, mais j'ai pu voir, en un de ces points, *une fibre* (*péricyclique ou libérienne*) *traversant totalement le bois de la tige*. C'est là un fait comparable à ce que l'on trouve dans le *Melaleuca*.

D'après M. Lignier [**42**, p. 400], les faisceaux libériens périmédullaires sont, chez les **Myrtacées**, répartis de deux façons, suivant que les faisceaux allant aux feuilles sont larges ou étroits.

Dans le cas des faisceaux sortants étroits, le liber médullaire n'existe pas en face des faisceaux foliaires qui vont sortir au nœud placé au-dessus (*Melaleuca*).

Une série de coupes dans un nœud de **Melaleuca hypericifolia** m'a montré qu'en face de chacun des deux faisceaux sortants, il existe deux gros îlots libériens périmédullaires, mais ils sont un peu latéraux. Ils font suite à ceux de la face antérieure de la feuille.

Deux autres fascicules libériens médullaires très étroits passent à droite et à gauche, au-dessus du point de sortie du faisceau foliaire, et se placent dans le liber normal.

Dans un rameau âgé, ils sont séparés de la trace foliaire par trois files radiales d'éléments lignifiés. Il y a changement de situation du liber périmédullaire qui, en montant, passe de la moelle dans le cercle normal, et il semble qu'il forme une partie du liber normal du rameau et non de celui de la tige.

A l'un des nœuds étudiés, une des feuilles était tombée de bonne heure : en face de sa trace, il n'y avait pas de faisceaux latéraux périmédullaires ; on voyait alors très nettement le

liber périmédullaire de la tige rejoindre le liber normal, en passant à droite et à gauche de la trace foliaire.

*Resumé.* — Par ces deux exemples, on voit que chez les **Myrtacées**, une partie seulement du liber périmédullaire de la tige est la suite des faisceaux normaux de la feuille. Une autre partie provient de faisceaux libériens placés anormalement sur tout leur trajet dans la feuille. Il se peut que, pour un certain nombre d'entre eux, leur terminaison supérieure en place normale ne puisse être décelée à cause de la jonction à angle droit des petites nervures.

Enfin, en plus des faisceaux foliaires antérieurs passant dans la moelle au nœud d'insertion de la feuille, il y a des fascicules du liber normal de la tige qui, de haut en bas, deviennent médullaires; mais je ne puis affirmer s'ils proviennent du rameau ou des feuilles insérées plus haut.

Dans une feuille d'*Eucalyptus*, il y a des faisceaux antérieurs à trajet entièrement anormal et d'autres prenant place normale avant leur terminaison supérieure.

### *Cucurbitacées.*

Strasburger et Fischer, en étudiant les terminaisons des nervures foliaires, montrèrent que chez le *Bryonia dioica* et le *Cucurbita Pepo* le liber antérieur se réduit peu à peu et disparaît, tout en restant en place anormale.

J'ai contrôlé le fait pour le *Bryonia dioica*. La nervure médiane d'une feuille, suivie à l'aide d'une série complète de coupes transversales, montre, très près de l'extrémité de la feuille, la terminaison en place anormale de son liber antérieur.

Dans les feuilles d'*Ecbalium Elaterium*, on voit certains faisceaux avec du liber sur les deux faces du bois. Dans d'autres nervures, il y a comme deux faisceaux superposés, opposés bois à bois; chacun d'eux est libéroligneux; certaines nervures partent exclusivement du faisceau antérieur.

J'ajouterai que l'on doit mettre en doute les conclusions des travaux antérieurs au travail de M. Bræmer (1) qui mit en évidence, en 1893, l'existence, dans le liber et les parenchymes, d'un réseau d'idioblastes (ou cellules laticifères) à glucosides. Ces derniers éléments ont été pris pour du liber. Et tout travail sur la répartition, le parcours et la terminaison des fascicules criblés, n'aura qu'une valeur relative s'il ne tient pas compte de ces éléments.

Quelle que soit la terminaison du liber antérieur dans les feuilles, M. Gérard [**23**, p. 357] a montré que chez *Cucumis melo* et *Cucurbita maxima* le liber médullaire reprend place normale au collet.

Enfin, un fait très intéressant, se rapportant à ce sujet, a été rencontré par M. Baranetzky [**77**, p. 276] dans les Cucurbitacées arborescentes : leurs faisceaux internes sont libéroligneux par places, ils offrent du bois au nœud et le perdent dans leur course basipète. Chez *Zehmeria suavis* par exemple, ce bois ne s'étend que sur deux ou trois millimètres au-dessous du nœud.

### SYSTÈME LIBÉROLIGNEUX DES FLEURS.

Dans tous les cas où la tige possède du liber (ou des faisceaux) médullaire, retrouvera-t-on, dans la fleur et dans son pédoncule, les dispositions observées chez les **Campanulacées**? *A priori*, il y a déjà lieu de le croire.

De plus, après ce qui vient d'être exposé pour les faisceaux foliaires, il est naturel de penser que les pièces florales étant des feuilles modifiées, on retrouvera dans la fleur des dispositions analogues à celles trouvées dans la feuille et dans la tige.

Comme certaines feuilles, les pièces florales auraient des fascicules libériens à la face antérieure du bois, fascicules n'ayant d'anormale que leur situation, sur un certain trajet placé à la face antérieure d'un faisceau.

Nous savons que des faisceaux peuvent passer dans la

(1) Bræmer, *Localisation des principes actifs des Cucurbitacées*. Toulouse, 1893.

moelle, à l'insertion d'un appendice sur l'axe, et en général aux points où deux systèmes libéroligneux se joignent. De même dans les fleurs, au point de réunion des faisceaux de deux verticilles et à la jonction des divers faisceaux en haut du pédoncule, un certain nombre d'entre eux passeront dans la moelle ou à la face antérieure (ou interne) des autres.

On trouve des preuves convaincantes de ces faits, dans des travaux antérieurs, mais les auteurs, qui se sont occupés du système libéroligneux des fleurs, n'ont point envisagé la question à ce point de vue. Ils ont signalé des faisceaux concentriques, sans même distinguer ceux qui sont concentriques par le bois et le liber, des faisceaux dont le liber seul forme un cercle. Jamais ils n'ont songé à homologuer la partie du liber placée vers l'intérieur, dans un tel faisceau, soit avec le liber interne ou périmédullaire de la tige, soit avec le liber antérieur des feuilles (1).

A ce point de vue, la thèse de M. Grélot [**73**] sur le système libéroligneux floral des *Gamopétales bicarpellées* est intéressante, mais laisse de côté la question que nous poursuivons.

Loin de voir l'analogie que je signale, M. Grélot au contraire compare les faisceaux concentriques des fleurs (**76**, p. 86) aux faisceaux concentriques médullaires des *Piper* et des *Polygonum*. Dans ceux de la fleur, dit-il, le bois est interne ; dans ceux de la tige, c'est le liber qui est à l'intérieur. Il compare ainsi deux choses qui ne sont pas comparables.

Les faisceaux concentriques des fleurs ne sont comparables qu'aux faisceaux concentriques dont le côté extérieur fait partie du cercle libéroligneux normal, comme ceux observés à la base des tiges de *Campanula pyramidalis* (fig. XIII, 3). Et là, il y a identité dans la disposition des tissus. Mais si l'on prend un faisceau concentrique, exclusivement médullaire, de la tige, il ne leur est plus comparable.

(1) Grélot [**73**, p. 16] : *Apocynum Cannabinum*. « Tous les faisceaux trouvés dans la fleur sont bicollatéraux ou même concentriques à bois interne. »

Cependant, à côté de cette erreur d'*interprétation*, je remarque (p. 87) la juste observation que le même faisceau peut, en son parcours, de collatéral devenir cencentrique et réciproquement.

Enfin, le travail de M. Grélot met en évidence un autre fait important.

Chez le *Symphytum echinatum* (76, p. 96, et Pl. III, fig. 11) « les deux faisceaux médians carpellaires descendent dans le réceptacle, au milieu du cylindre formé par les faisceaux périanthaires, et se terminent par un lacis de trachées, au milieu d'un parenchyme à membranes minces et cellulosiques ». Chez de nombreuses **Labiées** et **Borraginées** il y a des faits analogues.

Voilà donc des exemples de faisceaux médullaires se perdant de haut en bas.

Voici quelques recherches, qui confirmeront les faits généraux que je viens d'exposer.

Il n'y a pas toujours corrélation entre l'existence du liber à la face interne des faisceaux floraux et l'existence du liber périmédullaire dans le pédoncule floral. Chez le **Daphne Mezereum**, on sait déjà que les feuilles n'ont pas de liber antérieur, ni de liber médullaire ; tandis que dans la tige, le liber périmédullaire est bien développé. Dans les fleurs, il y a un fait analogue.

Les pédicelles floraux, très courts, ont du liber interne en assez gros fascicules ; dans la fleur, voici ce que l'on observe :

Dans le périanthe, le liber de chacun des huit faisceaux libéroligneux forme un arc très courbe. A la face interne de chaque faisceau, un massif libérien sans vaisseaux représente le faisceau de l'étamine.

Au niveau du départ des étamines, le liber des faisceaux du périanthe entoure presque complètement le bois ; parfois même, il forme un cercle libérien complet, toujours plus épais sur la face externe du bois et rend ainsi le faisceau concentrique. Plus haut dans le périanthe, les faisceaux sont tous normaux.

Dans l'ovaire, quelques faisceaux sont uniquement libériens, les autres n'ont jamais de liber sur la face interne de leur bois. Ainsi, le liber périmédullaire du pédicelle continue les faisceaux staminaux et les faisceaux des petites nervures du périanthe.

Parmi les **Œnothéracées**.

Dans le **Fuchsia coccinea** *Ait.*, le pédicelle floral a des îlots libériens périmédullaires sur tout le pourtour de la moelle, et ces faisceaux se prolongent dans l'ovaire.

Dans la paroi de l'ovaire infère (fig. XXVIII, 14), on voit huit groupes de deux faisceaux libéroligneux. Dans chaque groupe, les deux faisceaux sont sur une même ligne radiale. Les quatre plus volumineux de ces groupes sont placés en face des cloisons de l'ovaire, leurs deux faisceaux sont con-concentriques par le liber, et ils se font vis-à-vis par leurs trachées.

Les quatre autres groupes sont en face des loges ovariennes et, à un niveau où les autres sont encore tels que je viens de les décrire, chacun d'eux se compose de deux faisceaux normalement orientés; dans l'externe seul, le liber est en cercle autour de l'arc ligneux.

Dans le renflement qui surmonte l'ovaire, ces seize faisceaux sont tous concentriques par leur liber, et même, dans chacun d'eux, l'arc ligneux tend à former un cercle. Les huit faisceaux intérieurs se rendent dans les étamines, les huit extérieurs, plus gros, dans le calice et dans la corolle.

Au départ des étamines, ces derniers sont concentriques par leur liber, plus haut dans les pièces du périanthe, tous les faisceaux provenant de leur ramification sont normaux.

Les quatre faisceaux du style, vers le haut de cet organe, tendent à ne plus être concentriques; cependant, leurs tubes criblés sont bien plus nombreux vers le haut qu'à la base, où le liber forme un cercle autour du bois de chaque faisceau.

Ainsi dans le *Fuchsia coccinea*, les faisceaux sont normaux vers le sommet, plus bas ils sont concentriques et ils le sont devenus peu à peu de haut en bas.

Dans le **Gaura biennis** L., le court pédicelle a du liber interne prolongeant celui des faisceaux des parois de l'ovaire. Dans cette paroi, on trouve huit groupes de faisceaux. Quatre forment chacun un cercle dont le côté externe, plus épais, a un abondant cambium et de nombreux vaisseaux ligneux, tandis que le côté interne n'a que deux ou trois groupes de vaisseaux. Ce cercle entoure du liber médullaire.

Entre ces quatre groupes et en alternance avec eux, sont placés quatre faisceaux n'ayant que du liber normal.

Le liber antérieur des faisceaux concentriques et leur liber médullaire continuent le liber périmédullaire du pédoncule, et plus haut ils doivent, comme dans le *Fuchsia*, constituer des nervures à structure normale.

**Ipomæa purpurea**. — Dans le pédicelle : dix faisceaux avec liber antérieur ou interne : cinq petits et cinq gros. Sous la fleur, le pédicelle forme un renflement où l'on observe un verticille externe de cinq faisceaux et un verticille interne de cinq autres faisceaux ou arcs libéroligneux, plus volumineux que les externes et formés chacun d'un arc de trois faisceaux. Tous ces faisceaux ont du liber interne (fig. XXVIII, 16).

En remontant, on voit les cinq faisceaux externes se diviser en plusieurs petits faisceaux, qui plus haut n'ont plus de liber interne, celui qui existait plus bas a repris place normale, peu à peu.

Chacune des trois parties des cinq arcs internes devient concentrique par le bois et le liber à la fois. Le liber qui, dans ces faisceaux concentriques, forme la partie tournée vers l'axe de la fleur est la suite du liber interne; trouvé plus bas.

Des trois arcs, dérivés de chacun des cinq groupes libéroligneux internes, le médian forme un faisceau, doublement concentrique, pour la corolle. Des deux latéraux, chacun se soude à un latéral d'un groupe voisin. Ces derniers faisceaux qui se soudent ont chacun du liber sur leur face interne;

mais par suite de changements trop longs à décrire, tous les fascicules criblés internes prennent une place dans le cercle libérien du faisceau doublement concentrique résultant de l'union des deux faisceaux latéraux.

Si on considère les faisceaux de haut en bas, on voit des faisceaux, concentriques par le bois et par le liber, devenir faisceaux à liber interne, par disparition basipète des vaisseaux du bois, dans la partie tournée vers l'intérieur.

Dans les sépales, les faisceaux sont en petits arcs normaux non cintrés, leur liber forme parfois deux groupes latéraux (fig. XXVIII, 19), mais il n'y en a jamais à la face interne.

**Gentianées.** — Les pédicelles floraux ont du liber interne. Les faisceaux du calice, à la base, sont concentriques par leur liber; à un niveau plus élevé, ils sont tous en arc libéroligneux normal.

Dans la corolle, les faisceaux ne sont normaux qu'au-dessus du départ des étamines. Dans ces dernières, les faisceaux ont un liber concentrique.

*Exemple.* — Dans le **Gentiana germanica** Willd. le pédicelle, sous la fleur, montre du liber périmédullaire en fascicules, plus volumineux en face des principaux groupes de vaisseaux du bois.

Au départ des sépales, cinq faisceaux partent du cercle normal, et dans les points où ils s'en séparent latéralement, il y a parfois un fascicule libérien qui traverse le cercle libéroligneux normal : il va de la moelle du pédicelle sur le flanc du faisceau calicinal.

A la base du *calice*, les faisceaux ont leur liber antérieur bien en face d'eux, plus rarement sur le côté. Ce liber fait suite au liber périmédullaire du pédoncule. Les faisceaux du calice, presque de suite au-dessus de leur départ, deviennent concentriques par le liber, avec légère ouverture de l'arc libérien, ouverture qui est médiane et antérieure, c'est-à-dire tournée vers l'axe de la fleur. Plus haut, l'arc libérien s'ouvre de plus en plus, et les faisceaux deviennent nor-

maux. On en compte quinze environ, par suite de la trifurcation des cinq primitifs.

Le cinq faisceaux de la corolle se détachent à leur tour. A leur départ de l'axe, ils sont concentriques. Mais, ils se divisent presque de suite en trois, dont le médian seul a du liber interne.

Les cinq faisceaux destinés aux étamines se détachent au-dessus.

Après le départ des faisceaux du périanthe et de ceux des étamines, il reste dans l'axe un cercle, formé de deux arcs libéroligneux reliés par du liber. Chaque arc est formé de trois faisceaux réunis, ayant chacun en face de lui un petit fascicule périmédullaire libérien, le médian en a quelquefois deux.

Plus haut dans l'ovaire, il n'y a que quatre faisceaux isolés : deux libéroligneux et deux libériens. Les deux libéroligneux coïncident avec les placentas et ont du liber sur les deux faces ; plus haut, ils sont concentriques, et en face d'eux, il y a des fascicules criblés, à la base des ovules et dans la saillie qui sépare les deux lignes d'ovules de chaque placenta.

Dans le *tube de la corolle*, le liber de chaque faisceau entoure plus ou moins complètement le bois ; et au niveau des nectaires, et il y a de très nombreux fascicules criblés, épars dans tout le massif parenchymateux placé à la face interne du faisceau.

*Conclusions*. — Malgré ce très petit nombre d'exemples, par analogie avec les dispositions trouvées dans les **Campanulacées**, et avec ce que nous montre déjà le travail antérieur de M. Grélot, on peut conclure que *le liber périmédullaire des pédicelles floraux est la suite des portions libériennes de faisceaux normaux, ou de faisceaux dont le liber est très recourbé autour du bois.*

# TROISIÈME PARTIE

## DIMINUTION BASIPÈTE DU VOLUME DES FAISCEAUX DANS LA TIGE. — CONSIDÉRATIONS ET RECHERCHES SUR LA DÉPENDANCE FOLIAIRE DE LA TIGE ET SUR L'ANCIENNE THÉORIE PHYTONIENNE.

---

A l'époque où j'ai trouvé la remarquable disposition des faisceaux médullaires du *Campanula rapunculoides*, qui se terminent en pointe aveugle, après une diminution graduelle de grosseur de haut en bas; lorsque encore j'ai trouvé que, dans les feuilles des **Campanulacées**, le liber dit surnuméraire était la suite directe du liber normal, j'ignorais absolument la théorie phytonienne qui était tombée dans un oubli profond. Les idées et les travaux de M. Lignier m'étaient aussi inconnus.

Mais, après mes études sur les **Campanulacées**, qui étaient en accord parfait avec le travail de Weiss, les formations libéroligneuses de la tige me parurent constituées en grande partie par les systèmes libéroligneux destinés aux feuilles, et qui en descendent, si on considère le processus de leur développement.

Dans les feuilles elles-mêmes, surtout dans les feuilles composées, nous avons vu que la structure des nervures et des pétioles s'explique par la disposition des tissus, aux

points de réunion des nervures plus petites dont la structure est normale (1).

Chaque fois qu'un faisceau médullaire se trouve isolé dans la moelle, on constate presque toujours une diminution de volume, de haut en bas, et parfois une terminaison inférieure sans communication avec aucun système libéroligneux. Ex. : pétioles de *Paulownia* et de *Lavatera Olbia*, tiges de *Campanula rapunculoides*, tiges peu robustes de *Campanula Trachelium* et *C. glomerata*, base des tiges de *Campanula pyramidalis*, *lamiifolia*, de *Phyteuma limonifolium*.

Il en est de même, ainsi que Weiss l'avait déjà décrit, à la base des tiges des *Acanthus*, d'*Œnothera*.

En est-il de même pour les *faisceaux normaux des tiges*? J'ai étudié à ce point de vue la tige du *Phyteuma hemisphæricum*. Nous verrons que pour chaque faisceau, le nombre de rangées radiales de vaisseaux primaires diminue, ainsi que le nombre de vaisseaux de chaque rangée, depuis l'entrée du faisceau foliaire dans la tige, jusque dans les entrenœuds les plus inférieurs où le faisceau est encore visible. Le faisceau est réduit, en ce point, à des formations secondaires, qui sont intercalées entre deux faisceaux foliaires entrés plus bas que le premier.

Je tiens à terminer l'exposition de mes recherches concernant la disposition des faisceaux, telle qu'on l'observe dans un échantillon donné, sans y mêler aucune idée sur le sens du développement. C'est pour cela que, contrairement aux habitudes, je place ici mes recherches personnelles avant celles de bibliographie. En effet, je ne puis scinder, en deux chapitres très éloignés, l'historique de la théorie du phyton, classant dans l'un ce qui se rapporte à la disposition des faisceaux et en l'autre l'étude de leur développement longitudinal, chaque auteur antérieur ayant souvent envisagé ces deux questions.

(1) Le mot de réunion n'étant employé ici que pour décrire un état définitif, et n'impliquant en rien la marche du développement des faisceaux, qui certainement est tout autre.

## CHAPITRE PREMIER

### RECHERCHES SUR LA DISPOSITION DES FAISCEAUX DANS LA TIGE

**Phyteuma hemisphæricum** *L.* — Cette espèce est une petite plante subalpine, croissant à 1 700 mètres d'altitude. Sa tige se compose de deux parties. L'une couchée à la surface du sol, l'autre dressée, verticale, très feuillée à sa base et portant un seul capitule de fleurs.

### *Partie dressée de la tige.*

J'ai étudié la disposition des faisceaux à l'aide d'une série non interrompue de coupes transversales s'étendant sur huit entre-nœuds de la tige dressée. J'ai dessiné, à la chambre claire, un grand nombre de coupes, mais toutes ont été examinées, en numérotant les faisceaux sur chacune. Les ailes prolongeant la feuille sur la tige servaient de points de repère.

La partie étudiée représente la moitié supérieure de la tige verticale, elle portait sept feuilles, plus deux très petites rapprochées l'une de l'autre et placées très près du capitule terminal.

Le schéma ci-contre (fig. XXIX, 1) montre exactement le nombre des faisceaux observé à chaque niveau horizontal de la tige.

Les faisceaux, dont j'ai contrôlé la place sur toutes les coupes, sont numérotés comme les feuilles où ils se rendent, la numération allant de bas en haut, en commençant par la feuille 1 placée au milieu de la tige dressée.

Au-dessous de la feuille 1, on voit vingt et un faisceaux. Si on observe en montant vers le capitule, on voit à chaque nœud un des faisceaux passer totalement dans une feuille et disparaître ainsi de la tige. Quatre faisceaux sortent successivement, il n'en reste que dix-sept. Au-dessus du départ du

quatrième, un fascicule paraît à la place du premier faisceau, c'est le faisceau 22. Il en sera de même, à des niveaux plus

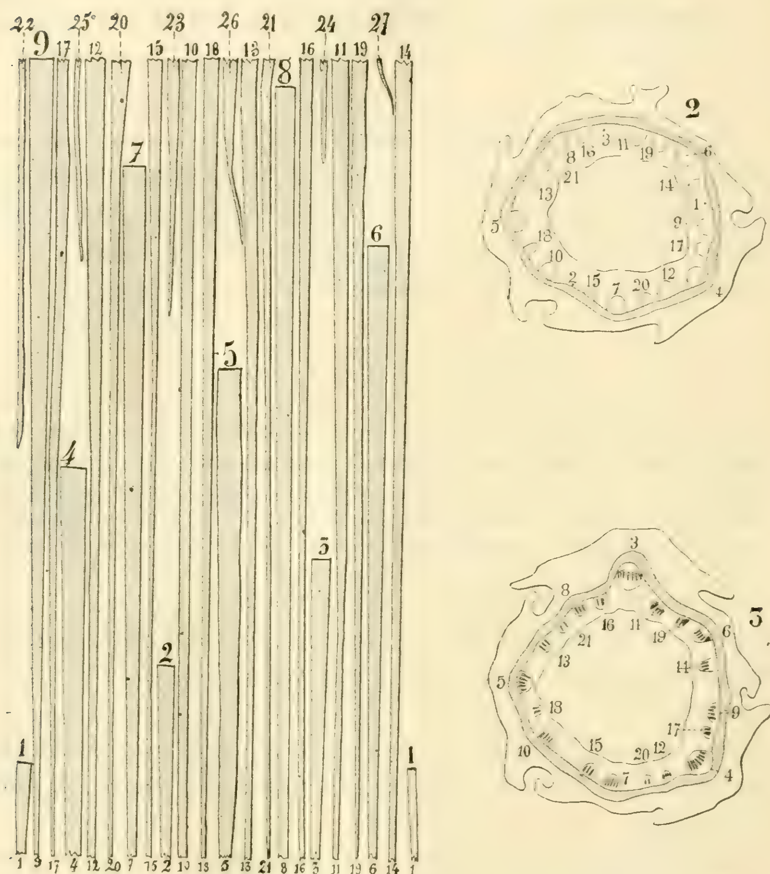



Fig. XXIX

1. Disposition des faisceaux ligneux dans une tige fleurie de *Phyteuma hemisphæricum*. — 2. Section de la tige précédente, au-dessous de l'insertion de la quatrième feuille. — 3. Section au-dessous du départ de la feuille 3.

élevés, aux places laissées par le départ des faisceaux 2, 3 et 4.

Sur chaque coupe transversale, les faisceaux sont surtout indiqués par les vaisseaux ligneux, car le liber forme un cercle à peu près continu. Entre les faisceaux les mieux marqués, on voit un cambium dont les cellules externes ont donné un peu de liber; à sa face interne, il y a des éléments lignifiés mais pas de vaisseaux. Le liber est moins abondant que sur les gros faisceaux.

Au niveau le plus inférieur, où l'on distingue encore nettement le faisceau 22, par exemple, on constate que le bois de ce faisceau est réduit à des formations ligneuses secondaires, dont quelques éléments en coupe transversale paraissent être des vaisseaux (fig. XXXI).

Ce faisceau est placé entre les deux faisceaux bien nets 9 et 14, la teinte différente que le vert d'iode donne aux vaisseaux l'indique seule.

L'inuline, existant autour du bord interne du faisceau, contribue beaucoup à lui donner un aspect spécial. Malgré cela, ce faisceau échapperait certainement à l'observation d'une personne non prévenue, qui n'examinerait qu'une seule coupe.

Après le départ des faisceaux 1, 2, 3, 4, on n'observe aucune division des autres faisceaux. Plus haut, ceux qui remplacent les cinquième et sixième foliaires se détachent des parties latérales des faisceaux voisins. Mais, ces parties latérales sont uniquement secondaires et très petites par rapport aux faisceaux 18, 13; 19 et 14. Elles s'en séparent, mais ce n'est pas une bifurcation, c'est la disjonction de deux choses accolées latéralement.

D'ailleurs, tous ces faisceaux une fois isolés, comme avant, *grossissent peu à peu en montant*. Si l'on considère les faisceaux de haut en bas, ils diminuent de grosseur en descendant.

Voici un tableau qui montre cette variation des faisceaux. Il ne se rapporte qu'au bois primaire, mais le liber suit des variations analogues, quoique moins visibles, les petits fascicules criblés diminuent de nombre de haut en bas.

*Nombres de rangées radiales de vaisseaux primaires.*

| NUMÉROS des faisceaux. | SOUS la feuille 1. | SOUS la feuille 3. | SOUS la feuille 4. | ENTRE les 5e et 6e feuilles. | NIVEAU de la 7e feuille. | 8e feuille. | 9e feuille. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 puis 22 | 8 | » | » | 2 1/2 | 3 | 5 | 6 |
| 2 23 | 6 | » | » | 1/2 | 1 | 4 | 4 |
| 3 24 | 6 | 8 | » | » | » | 3 | 3 |
| 4 25 | 5 | 7 | 8 | » | » | 2 1/2 | 2 1/2 |
| 5 26 | 4 | 6 | 7 | » | » | 3 | 4 |
| 6 | 3 | 5 1/2 | 5 | 7 | » | 4 | 4 |
| 7 | 3 | 5 | 5 | 5 | 8 | 1/2 | 2 |
| 8 | 2 1/2 | 3 1/2 | 5 | 5 | 7 | » | » |
| 9 | 3 | 4 | 4 1/2 | 4 1/2 | 5 | » | » |
| 10 | 3 1/2 | 4 | 4 | 5 | 6 | 7 1/2 | 8 |
| 11 | 3 | 4 1/2 | 4 1/2 | 5 | 6 | 8 | » |
| 12 | 2 | 4 | 5 | 4 | 5 | 7 | 7 |
| 13 | 1 1/2 | 3 | 3 | 4 1/2 | 5 | 8 | 8 |
| 14 | 2 1/2 | 3 | 3 | 4 | 6 | 6 | 6 |
| 15 | 1 1/2 | 3 | 3 1/2 | 4 | 5 | 7 | 7 |
| 16 | 2 | 2 1/2 | 3 1/2 | 4 | 4 1/2 | 7 | 7 |
| 17 | 2 | 2 1/2 | 3 | 3 1/2 | 5 | 7 | 7 |
| 18 | 1 1/2 | 2 | 2 | 4 1/2 | 4 1/2 | 8 | 8 |
| 19 | 1 | 3 | 2 1/2 | 3 | 4 | 7 | » |
| 20 | 1 | 2 | 2 1/2 | 3 | 5 | 6 | 6 |
| 21 | 1/2 | 2 | 1 1/2 | 2 1/2 | 3 | 6 | 6 |

Les chiffres de ce tableau indiquent le nombre des files radiales de vaisseaux, au niveau indiqué. J'ai compté comme une file et une demie, deux files radiales de vaisseaux accolées latéralement, paroi lignifiée contre paroi lignifiée. Les autres sont séparées les unes des autres par une file d'éléments à parois relativement minces.

Parfois aussi, 1/2 se rapporte à une file radiale formée seulement d'un ou de deux gros vaisseaux rapprochés du cambium.

De plus la série de figures XXX et XXX (suite), se rapportant au faisceau 21, pris à divers niveaux, montre les aspects successifs d'un faisceau, aux différents points de son parcours.

De cette étude, ressort un fait important. *Les faisceaux secondaires libéroligneux, intercalés (sur une coupe transversale) entre les gros faisceaux, sont les parties inférieures de faisceaux qui, à un niveau plus élevé, sont identiques aux gros faisceaux.* Ces derniers se composent de formations primaires et de formations secondaires.

De même, les faisceaux libériens intercalés sont les suites de faisceaux identiques, vus à un niveau plus inférieur.

Lorsqu'on examine une seule coupe transversale, dans une plante analogue, on a donc, à peu près, dans les divers faisceaux sectionnés, la suite des sections transversales d'un même faisceau, prises à divers niveaux de sa course longitudinale.

Mais cela n'est vrai que pour un grand nombre de tiges annuelles et les jeunes rameaux d'arbres ou d'arbustes. Cela n'est plus exact dans une tige trop âgée.

De plus, la réunion, plus ou moins rapide suivant les plantes, des faisceaux foliaires en sympodes, empêche souvent de pouvoir, d'après la grosseur des faisceaux sur une seule coupe transversale, présumer de l'ordre des feuilles auxquelles ils se rendent.

Si en général le plus gros faisceau se rend dans la première feuille insérée au-dessus du point examiné, et le plus petit à la feuille la plus éloignée, cela n'est plus exact dès qu'il y a des faisceaux sympodiques.

Enfin, il faut retenir de cette étude, qu'aux points où les faisceaux se soudent avec d'autres, ils sont ici constitués par des formations secondaires.

### *Partie horizontale de la tige.*

La partie couchée de la tige du *Phyteuma hemisphæricum* est assez grêle ; toutefois, dans la région où elle se redresse, elle porte de nombreuses feuilles, ce qui augmente sa grosseur. Il n'y a point de faisceaux médullaires dans la tige.

La coupe (fig. XXXII), quoique schématique, représente exactement à leur place tous les vaisseaux du bois, elle a été dessinée à la chambre claire.

Entre les plus grosses traces foliaires, c'est-à-dire les traces des feuilles les plus proches de la section examinée, il y a des lignes radiales de gros vaisseaux, lignes souvent accouplées deux par deux. Entre les extrémités internes de chaque

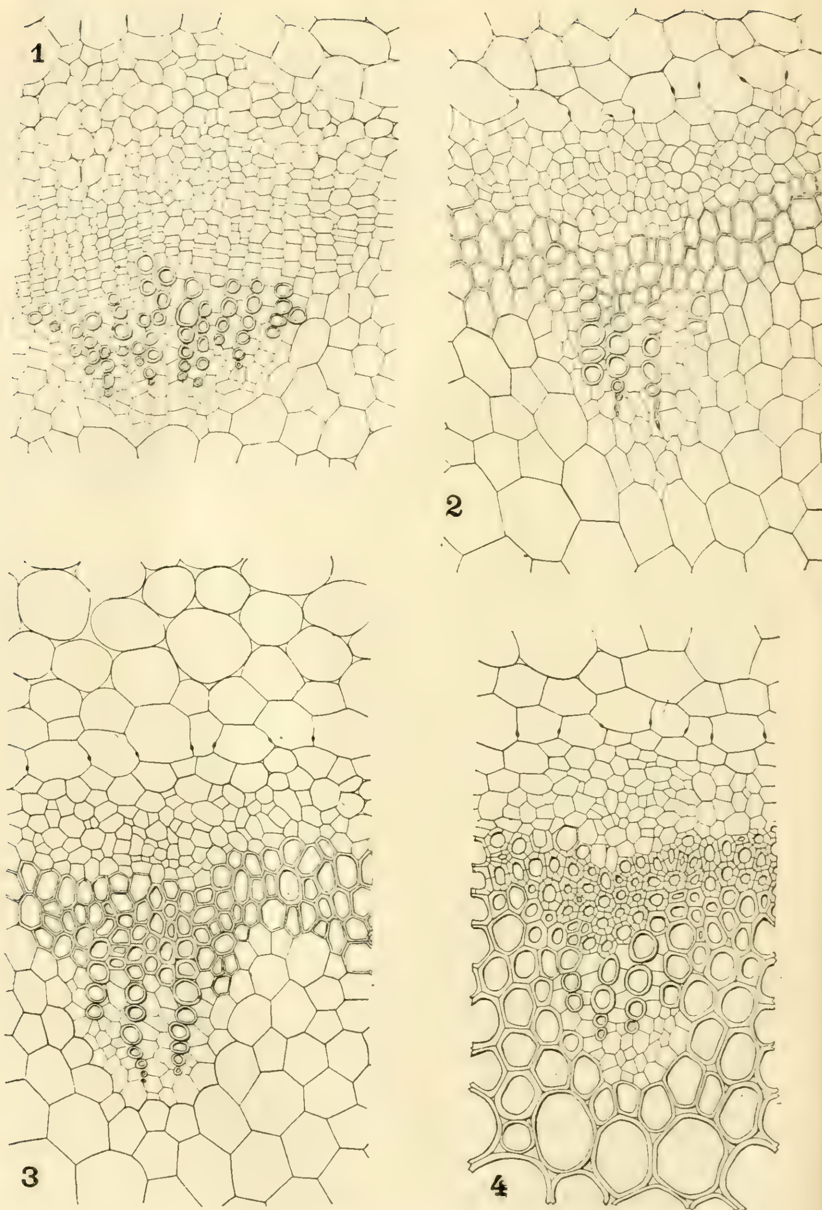



Fig. XXX

Le 21e faisceau de la figure XXIX, 1. — 1, au niveau de la feuille 9. — 2, au-dessus de la feuille 7. — 3, au-dessous de cette feuille 7. — 4, au niveau de la feuille 6.

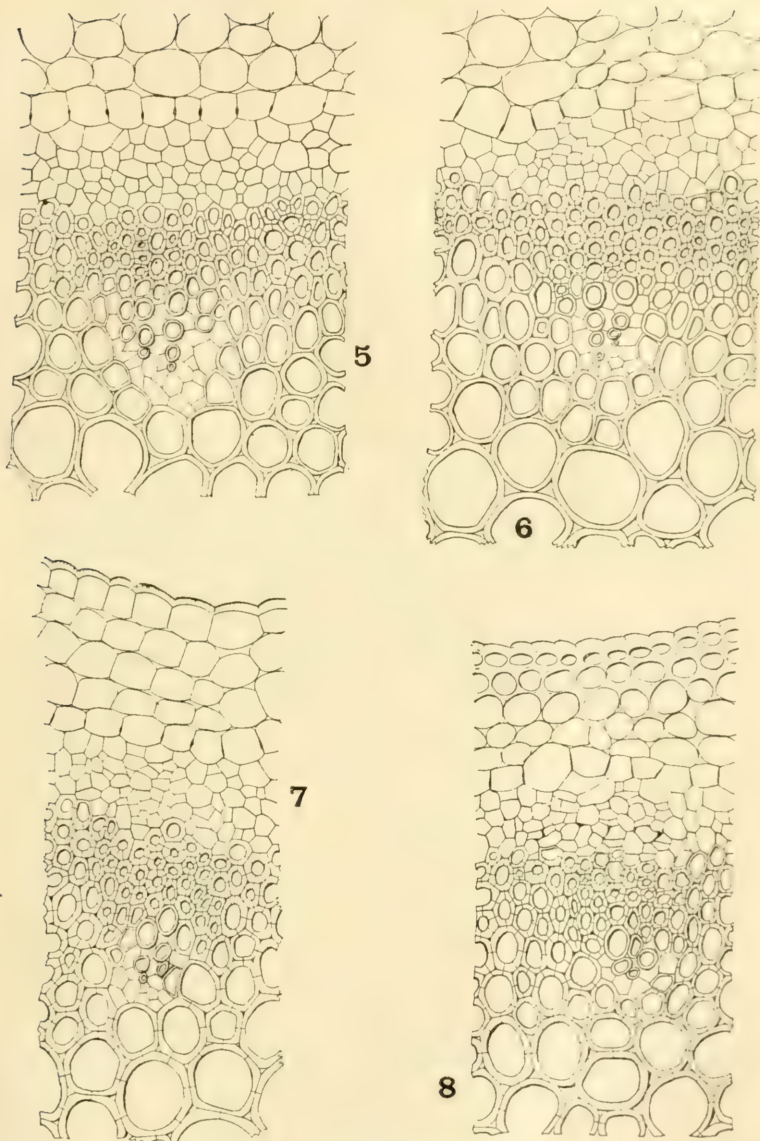



Fig. XXX (*suite*)

Le 21e faisceau de la figure XXIX, 1. — 5, entre les feuilles 4 et 5 de la figure XXIX. — 6, au niveau de la feuille 3. — 7, au-dessus de la feuille 2. — 8, au-dessus de la feuille 1.

couple de deux rangées radiales de gros vaisseaux, on remarque des traces foliaires étroites en dimension tangentielle ; ce sont celles des feuilles insérées très haut sur la tige par rapport à la section examinée.

Juste au-dessus du point où une feuille s'insère, il n'y a aucun faisceau. Au-dessous de l'insertion foliaire, le bois primaire de la nouvelle trace foliaire est séparé du cambium par une assise de parenchyme issue de ce cambium.

Dans ce parenchyme, des vaisseaux de bois secondaire pourront peut-être apparaître plus tard, mais dans l'état actuel des échantillons examinés, ce n'est qu'après un parcours de nombreux entre-nœuds que le faisceau montrera du bois secondaire, entre le cambium et le bois primaire. Nous verrons que ce bois secondaire peut être considéré comme la suite du bois primaire d'autres faisceaux foliaires.

Cette souche horizontale ressemble, par la disposition des faisceaux du cercle normal, à la souche verticale du *Campanula pyramidalis*. Seulement, en considérant ces souches de haut en bas : dans le *Phyteuma*, il n'y a aucun faisceau au point où une feuille va s'insérer, ils se sont écartés, tout en restant dans le cercle périphérique. Au contraire, dans le *Campanula*, une partie de ces faisceaux passe dans la moelle, au niveau de l'insertion foliaire.

Sur la coupe transversale de la souche (fig. XXXII), les faisceaux portent les numéros des feuilles où ils se rendent. Celles-ci étant numérotées de bas en haut, le numéro d'un faisceau indique en outre combien il a parcouru d'entre-nœuds dans la tige, au-dessus de la coupe figurée.

On remarque que les faisceaux de 1 à 8 sont très nettement isolés des autres, dans le cercle normal des faisceaux. Du huitième au quatorzième faisceau, ils sont encore visibles par leurs vaisseaux du bois primaire, mais ce bois primaire fait de plus en plus corps avec des formations d'un numéro supérieur, constituant avec eux des espèces de *sympodes*. Tel l'ensemble (13, 26, 21), où l'on distingue nettement les trois groupes constituants.

Dans le sympode (12, 25, 20), on voit, entre les deux lignes de vaisseaux secondaires du faisceau 20, l'indication

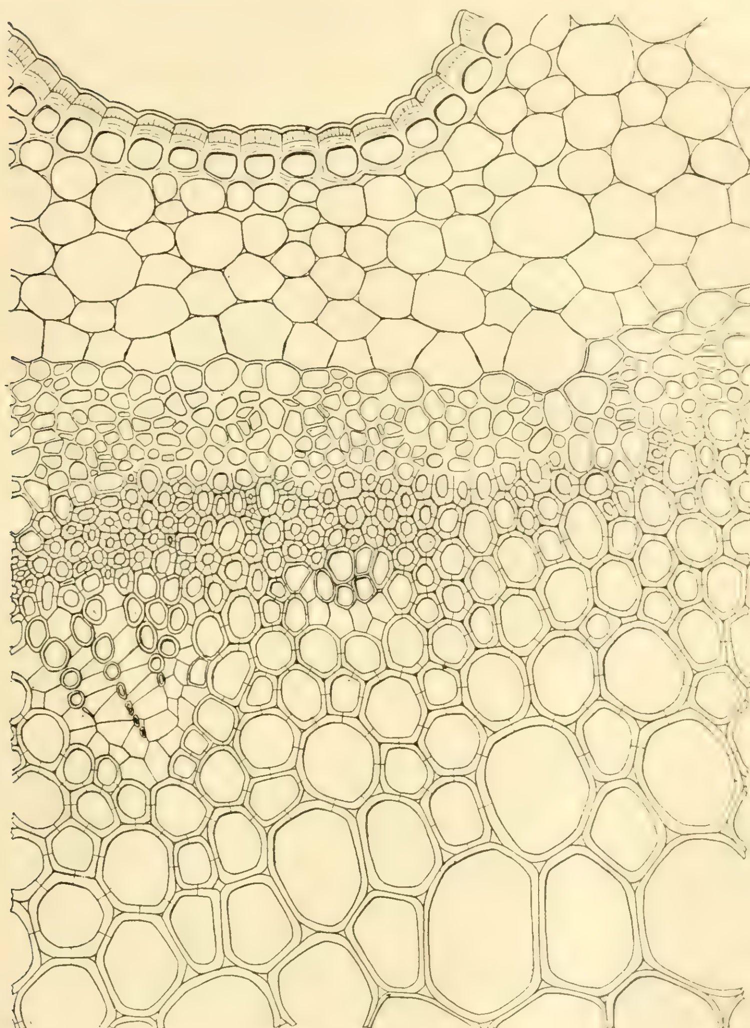


Fig. XXXI
Le faisceau 22, réduit à des formations ligneuses secondaires et à du liber, entre les faisceaux 9 et 14.

du bois primaire d'une trace foliaire. Ainsi, les formations ligneuses numérotées de 15, 16, 17 à 27 sont de plus en plus

réduites à des tissus secondaires, faisant suite aux traces des feuilles 15, 16,... 27.

On pourrait pousser plus loin la numération des groupements de vaisseaux, 28 étant la partie secondaire droite de 15 ; 29 celle de 16 ; 35 les vaisseaux superposés à 22.

La disposition des vaisseaux primaires ou secondaires est absolument remarquable, par sa symétrie constante par rapport à la disposition des feuilles.

Entre les traces foliaires ligneuses 2 et 3, on trouve les traces nettement visibles des feuilles : 10, 5, 13 et 8. A un niveau plus élevé, entre les traces 8 et 9 de la figure, lorsqu'elles seront aussi proches de leur point de sortie que celles 2 et 3 le sont ici, on trouvera les traces foliaires 16, 11, 19 et 14 de la figure XXXII ; mais à ce niveau, elles auront l'apparence des faisceaux ligneux 10, 5, 13 et 8 de cette même figure.

On peut donc, sur cette seule coupe transversale, suivre pas à pas les transformations successives des traces ligneuses, en comparant successivement l'ensemble des formations comprises entre les traces foliaires portant des numéros qui se suivent.

La symétrie de structure est telle, qu'étant donnée la liste des traces foliaires qui se trouvent entre deux faisceaux, on obtient les traces foliaires devant se trouver entre deux autres faisceaux, se rendant à des feuilles situées $n$ entre-nœuds au-dessus des précédents, en ajoutant ce nombre $n$ à chaque trace foliaire de la première liste.

| Ainsi entre les faisceaux ↑ | On trouve les traces : | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 et 2 | 22 | *9* | 17 | *4* | 25 | *12* | 20 | *7* | 15 |
| 2 et 3 | 23 | *10* | 18 | *5* | 26 | *13* | 21 | *8* | 16 |
| 3 et 4 | 24 | *11* | 19 | *6* | 27 | *14* | 22 | *9* | 17 |
| ...... | .. | .. | .. | .. | .. | .. | .. | .. | .. |
| 8 et 9 ↓ | 29 | **16** | 24 | **11** | 31 | **19** | 27 | **14** | 22 |

Etc., etc.

On peut voir, sur la figure XXXII, que la réalité correspond à cette conception théorique ; mais il ne faut pas considérer des faisceaux trop loin des feuilles correspondantes.

Les faisceaux de la figure XXXII, suivis du premier au vingt-septième, représentent à peu près les coupes transversales successives d'un même faisceau, coupes se succédant de haut en bas à un entre-nœud de distance. Les entre-nœuds

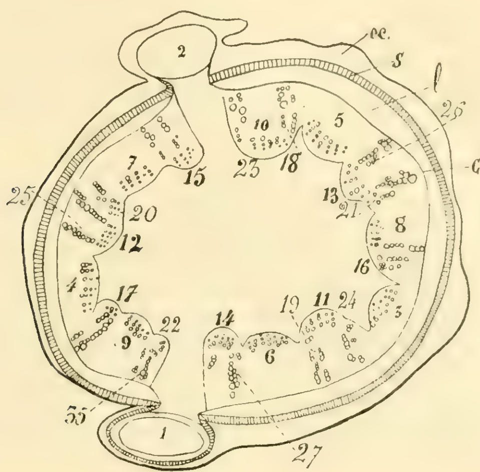



Fig. XXXII

Section de la souche de *Phyteuma hemisphæricum*, exactement dessinée à la chambre claire.

étant très courts, les changements d'aspects sont assez lents.

Suivons le faisceau foliaire dans la tige, de haut en bas. A son entrée dans la tige, sa trace ligneuse est uniquement formée par le bois primaire, le parenchyme occupant la place du bois secondaire n'a aucun élément lignifié. La largeur du faisceau ligneux primaire diminue de haut en bas, ex. : de 1 à 6. Il se rapproche d'autres traces réduites à des formations secondaires, ex. : 7, 8 et 9. Il s'intercale ensuite entre deux formations secondaires, ex. : 10, 11, 12. Il diminue toujours de largeur et se confond peu à peu avec ces formations secondaires, ex. : 13, 14, 15. Enfin on ne distingue plus qu'elles, ex.: 23, 24.

A la place du faisceau foliaire ligneux primaire, il n'y a

plus que des formations secondaires se plaçant peu à peu entre le cambium et le bois primaire d'autres traces foliaires; ces dernières étant entrées dans la tige, au-dessous de la feuille dont nous suivons la trace, ex. : 26, 27 et 28.

Un fait important, est cette *superposition radiale des formations ligneuses secondaires* continuant la trace d'une feuille, avec les primaires d'une trace foliaire entrée plus bas *dans la tige*.

On voit, par exemple : le faisceau 5 nettement indépendant de ses voisins 18 et 13. En suivant les faisceaux 6, 7... 9, 10, on voit que le faisceau 11 forme au contraire un ensemble presque continu avec ses voisins 19 et 24. Or, à un niveau placé à *six entre-nœuds au-dessous de la coupe figurée*, les faisceaux 18, 5 et 13 porteraient respectivement les numéros 24, 11 et 19 et auraient à peu près l'aspect des faisceaux 24, 11 et 19 de la figure XXXII. Ainsi, le faisceau 5 finit par se placer à la face interne de 13 et 18, comme 11 est à la face interne des faisceaux 19 et 24. Les faisceaux des feuilles insérées sur ces *six entre-nœuds* n'ont pas séparé les uns des autres les faisceaux 13, 5 et 18.

Il paraît évident que les formations secondaires ligneuses continuent les faisceaux ligneux primaires destinés aux feuilles situées plus haut.

Toutefois, on pourrait dire que les formations ligneuses primaires disparaissent peu à peu de haut en bas sur chaque faisceau ; tandis que les formations secondaires se poursuivent sur toute la longueur du végétal, en formant des lignes flexueuses dont les arcs sont radialement superposés tantôt à un faisceau ligneux primaire, tantôt à un autre.

Les transitions insensibles, que l'on observe sur la figure XXXII, ne permettent guère de soutenir cette dernière opinion.

Ainsi, les traces numérotées 18 et 19 n'ont pas de bois primaire, elles sont représentées par des lignes de vaisseaux secondaires, superposés aux traces primaires 10 et 11. De plus, en suivant les faisceaux 11, 12... à 18, on voit l'ensemble formé par 19, 11, 24, passer à l'aspect du faisceau 18. Ce faisceau 18 est donc le sympode des traces ligneuses 26, 18, 31.

Le faisceau ligneux 14 est formé de la trace 14 unie à la trace 27. En

effet, la feuille insérée au-dessous de celle portant le numéro 1 de la figure avait sa trace placée entre les faisceaux 21 et 13. Ceci revient à dire qu'au-dessus du départ de la feuille 1, l'ensemble (22, 14, 27) prendra l'aspect de — 21, 13, 26 —, puis celui de — 20, 12, 25 — 19, 11, 24, etc., etc. — 16, 8, 21 — , — 14, 6, 19 — 9, 1, 14. On a donc la suite des aspects du faisceau 27, se succédant de bas en haut, par les faisceaux 26, 25, 24... 21... 19... 14, et ce faisceau semble bien être une trace ligneuse foliaire.

De haut en bas, le faisceau 14 est pour ainsi dire repoussé de la situation qu'il occupait en face de 1 (comme celle de 13 en face le faisceau foliaire 0), mais il se place à la face interne du faisceau 27. Dans le *Campanula pyramidalis*, un faisceau tel que 13 passait en partie dans la moelle.

La figure XXXIII (1) représente un fragment du diagramme général de la course des *faisceaux ligneux* vue en long. On voit chaque faisceau foliaire diminuer de largeur de haut en bas durant vingt-trois entre-nœuds. Au niveau du 21, il s'éloigne du faisceau qui est à sa droite et se porte vers celui de gauche, laissant place pour l'insertion d'une feuille. Dès le vingt-quatrième entre-nœud de son parcours, il n'est formé que par des vaisseaux secondaires, placés entre le cambium et un autre faisceau ligneux.

Le bois du faisceau 52, réduit à des formations secondaires, se superpose au 39, après un parcours de vingt et un à vingt-quatre entre-nœuds environ. A son tour, le faisceau 39 forme le bois secondaire superposé au 26, onze entre-nœuds sous la feuille 26.

Si le faisceau 52 se prolonge jusqu'à ce niveau, le bois qui lui correspond sera plus près du cambium que la suite du faisceau ligneux 39.

(1) Cette figure est un fragment d'une figure représentant toute la tige horizontale de *Phyteuma hemisphæricum*, elle a été obtenue en portant sur des lignes horizontales correspondant à l'insertion de chaque feuille, les faisceaux de la figure XXXII, avec leur largeur respective et leur distance. Au-dessus de chaque faisceau, est inscrit le numéro d'ordre de la feuille qu'il dessert. Les petits chiffres inscrits sur le faisceau, ou à côté, indiquent combien d'entre-nœuds le faisceau a déjà parcourus. Cette figure, où l'on suppose invariables les relations des faisceaux entre eux, n'a qu'une exactitude rapprochée.

La figure XXXII représente, pour ainsi dire, la coupe transversale d'un niveau quelconque de la figure XXXIII, chaque faisceau y portant un chiffre correspondant au nombre d'entre-nœuds qu'il a déjà parcourus de haut en bas.

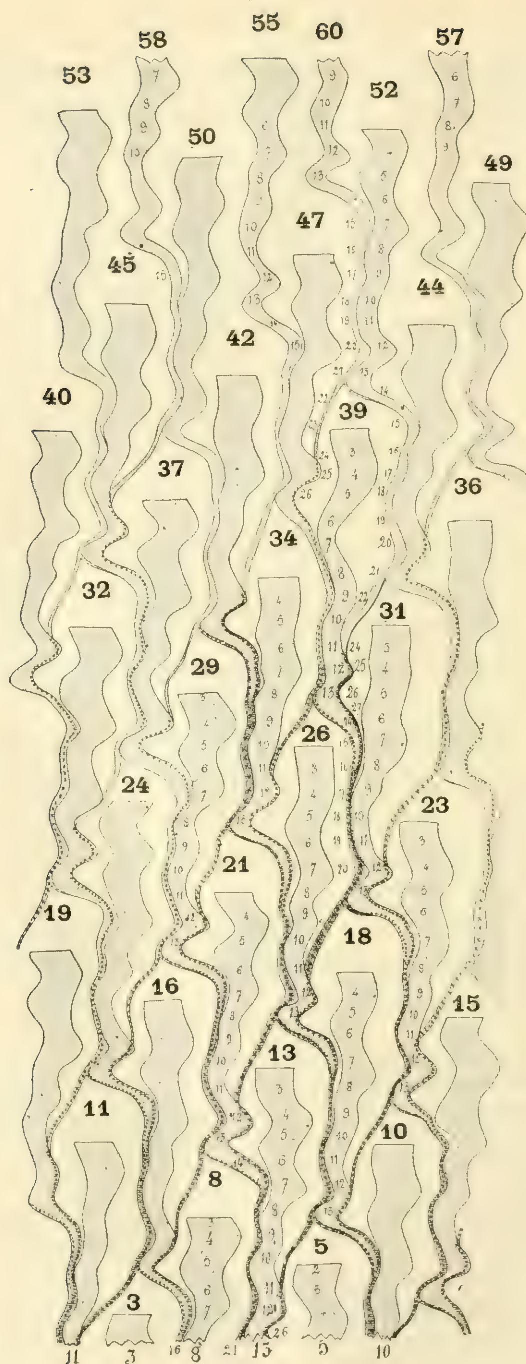

58
55
60
57
53
52
50
49
45
47
44
42
40
39
37
36
34
32
31
29
26
24
23
21
19
18
16
15
13
11
10
8
5
3
11 3 16 8 21 13 5 10

Fig. XXXIII

On voit nettement, comment, *sur chaque faisceau*, les lignes radiales de *vaisseaux* secondaires se rapprochent les unes des autres dans le parcours du onzième au dix-neuvième entre-nœud (1).

*Quelle est la divergence foliaire dans cette tige?* Dans la partie dressée, elle était $\frac{8}{21}$ ; ici, il est beaucoup plus difficile de conclure avec certitude.

Elle paraît être $\frac{5}{13}$ ou $\frac{8}{21}$ ; cette dernière semble exacte : le 22ᵉ faisceau, en effet, n'est constitué que par des formations secondaires qui, au niveau de l'insertion de la feuille 1, se superposent au 9ᵉ faisceau.

On ne peut pas dire avec assurance combien il y a de faisceaux distincts sur la coupe transversale. Le liber forme un cercle, où l'abondance des îlots criblés indique seule les faisceaux. Les formations ligneuses, très distinctes sur un certain parcours, deviennent peu à peu secondaires et, en même temps, se placent peu à peu à la face interne d'autres traces foliaires formées de vaisseaux primaires.

*Résumé.* — Toutes les formations libéroligneuses de la tige de *Phyteuma hemisphæricum* sont les suites de celles des

(1) Ainsi, les déductions tirées de l'examen d'une seule coupe transversale, aboutissent aux mêmes conclusions générales que l'étude laborieuse de sept ou huit entre-nœuds successifs. Mais il faut pour cela connaître la disposition et le mode d'union des faisceaux de la tige examinée. On doit s'en assurer pour chaque plante, et on ne saurait conseiller la première méthode à la place de la seconde.

Fig. XXXIII.

*Phyteuma hemisphæricum* L. Partie couchée de la tige, diagramme de la disposition des faisceaux ligneux, cette figure montre la moitié environ de la surface de la tige étalée et vue du dehors. — La section transverse pratiquée à la base de ce diagramme aurait l'aspect offert par la figure XXXII entre ses faisceaux 11 et 15. — La numération des faisceaux est faite d'après l'ordre basifuge des feuilles. Sur quelques-uns, des chiffres indiquent, à divers niveaux, le nombre d'entre-nœuds qu'ils ont parcourus, de haut en bas, dans la tige. — Les petites croix représentent des formations secondaires, qui, superposées à des faisceaux primaires, paraissent être la suite des faisceaux primaires de feuilles plus élevées.

appendices (feuilles, bractées de l'involucre) placés suivant le cycle foliaire $\frac{8}{21}$.

Les faisceaux foliaires ont un long parcours durant lequel ils diminuent de volume de haut en bas. Cette diminution est très évidente pour la largeur et l'épaisseur du bois primaire, c'est-à-dire pour les vaisseaux étroits, alignés en files radiales. Il n'y a pas de délimitation précise entre le bois primaire et le bois secondaire. Pour chaque faisceau, le liber diminue aussi de volume de haut en bas, par le nombre de ses fascicules criblés.

L'épaisseur du faisceau offre une diminution moins marquée que celle de sa largeur.

Dans la *tige dressée*, chaque faisceau, à un certain niveau de son parcours, n'est plus formé que de liber et de formations secondaires ligneuses. Enfin, il se réduit plus bas à du liber seul, avec sclérification des éléments du parenchyme médullaire voisin.

Dans la *tige horizontale*, les faisceaux se prolongent plus loin vers le bas ; les formations secondaires qui les continuent sont placées entre le liber et le bois primaire d'autres faisceaux.

On peut conclure que les formations ligneuses secondaires sont les suites des faisceaux ligneux primaires allant aux feuilles plus élevées.

Mais en ajoutant que les *formations ligneuses primaires* s'éteignent peu à peu de haut en bas, en commençant par les vaisseaux les plus internes et les plus latéraux. Sans se prolonger directement par des formations secondaires, le bois primaire d'un faisceau, dans sa terminaison inférieure, est étroitement superposé, sur une ligne radiale, aux vaisseaux secondaires qui lui font suite.

Si l'examen de la souche horizontale laisse quelque doute sur ce point, l'étude de la tige verticale suffit pour l'enlever.

Les formations secondaires libéroligneuses ou libériennes,

qui forment la suite des traces foliaires, disparaissent peu à peu, *si la tige est grêle*, entre des traces foliaires plus proches de leurs feuilles. Elles constituent les parties du cercle libérien reliant deux faisceaux libéroligneux entre eux.

*Si la tige est robuste*, ces formations s'adossent à d'autres faisceaux et constituent avec eux des sympodes.

Cette étude montre également un fait intéressant :

1° La symétrie de la tige, par rapport à un point central, n'est souvent qu'une apparence approchée.

2° Cette même symétrie est dominée par les plans de symétrie des feuilles que porte la tige. La feuille a un plan vertical de symétrie ; la tige n'a aucune symétrie propre, elle n'a que celle des plans de symétrie foliaire groupés radialement autour d'un axe, avec prédominance des systèmes foliaires les plus proches de leurs feuilles.

## Étude de l'Erigeron canadensis *L.*

Le mode de parcours des faisceaux est très variable dans la famille des **Composées**. M. Vuillemin en a déjà décrit plusieurs [**32**, p. 133].

Dans l'*Erigeron*, il y a un type complexe, différent de ceux étudiés par M. Vuillemin.

La figure XXXIV montre vingt et un sympodes à trajet flexueux, constitués par des faisceaux foliaires médians et latéraux. Chacun de ces sympodes reçoit sur sa droite, tous les vingt et un entre-nœuds, un foliaire médian.

Le cycle foliaire est cependant $\frac{5}{13}$, et chaque coupe transversale n'offre le plus souvent que treize faisceaux foliaires médians. La spire monte de gauche à droite sur la tige.

J'ai fait cette étude à l'aide de 217 coupes transversales s'étendant sans discontinuer sur dix-neuf entre-nœuds. En suivant les faisceaux sur cette série de coupes, on trouve des variations notables dans les rapports des faisceaux entre eux.

Néanmoins, le schéma (fig. XXXIV) est en général reproduit exactement.

L'échantillon choisi était assez jeune pour ne pas offrir

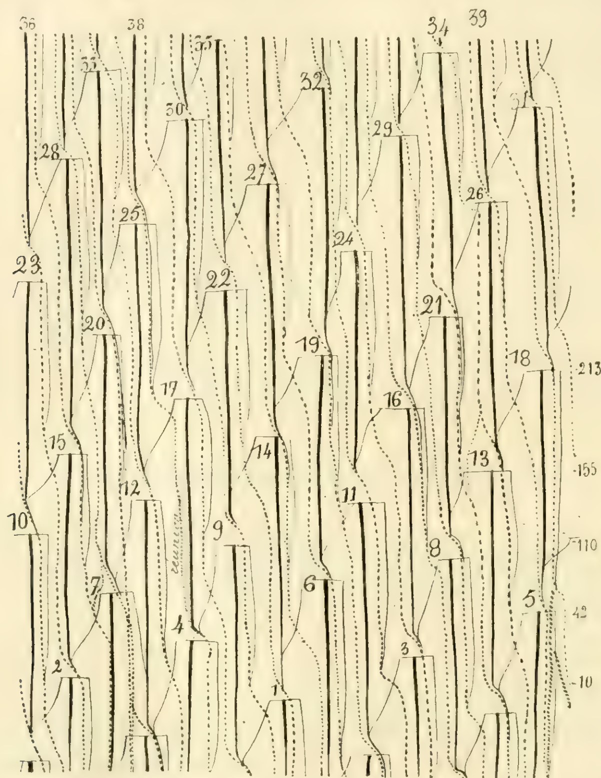



Fig. XXXIV

1. Disposition des faisceaux dans la tige relativement jeune de *Erigeron canadensis* L. Feuilles en numération basifuge. Les chiffres de gauche indiquent la place des 10e, 42e, 110e, 155e et 213e coupes de la série complète ayant servi à construire ce diagramme, dont la partie supérieure est seule d'une régularité théorique qui en réalité n'est jamais parfaite. Les sympodes sont représentés en traits pointillés.

de faisceaux gemmaires compliquant la structure. Chaque feuille possède une trace médiane et deux latérales.

Les figures ci-contre (fig. XXXVI), portant les numéros des coupes où elles sont prises, représentent *le dix-*

*huitième faisceau* à divers niveaux se suivant de haut en bas (1).

Son volume diminue très nettement de haut en bas, le nombre des rangées radiales de vaisseaux diminue peu à peu en descendant. Il en est de même du nombre de vaisseaux primaires dans chaque rangée.

Il s'unit sur son parcours à des faisceaux latéraux, union qui détermine un accroissement de volume. Mais le sympode ainsi formé continue à diminuer de volume, de haut en bas. Le bois du latéral diminue et disparaît même.

Enfin, le 18e faisceau se soude latéralement aux deux autres faisceaux voisins : 31 et 39 (fig. XXXVII). — A ce niveau, il n'a plus que trois rangées radiales de vaisseaux ; près de sa sortie dans la feuille, il en avait six.

Le faisceau médian a constamment diminué de largeur ; son épaisseur au contraire est plus grande dans le sympode que dans aucune des coupes placées au-dessus, mais elle le doit au fonctionnement du cambium, qui forme une couche de parenchyme non encore différenciée en bois ou en liber.

Ici, je n'ai pas pu constater la terminaison ultime isolée des faisceaux, sauf de quelques latéraux. Le bois primaire accompagne toujours le faisceau sur un parcours énorme : le sympode 39 en possède encore très nettement au niveau de la seconde feuille (fig. XXXVII, 21).

Ces dessins, quoique schématiques, sont faits à la chambre claire, la position des vaisseaux du bois y est exacte. Par suite de défauts dans quelques coupes, les plus petits vaisseaux ont parfois échappé en partie à l'observation.

Tous les faisceaux diminuent donc de volume de haut en bas ; après cette constatation, continuons l'étude de la disposition des faisceaux dans l'espace.

Chaque coupe transversale présente environ quarante-sept

(1) Le trait de repère des coupes transversales correspond au treizième faisceau, il ne coïncide pas tout à fait avec le bord latéral du schéma (fig. XXXIV). Les coupes transversales sont vues par la face inférieure, et le schéma de la tige par le côté extérieur.

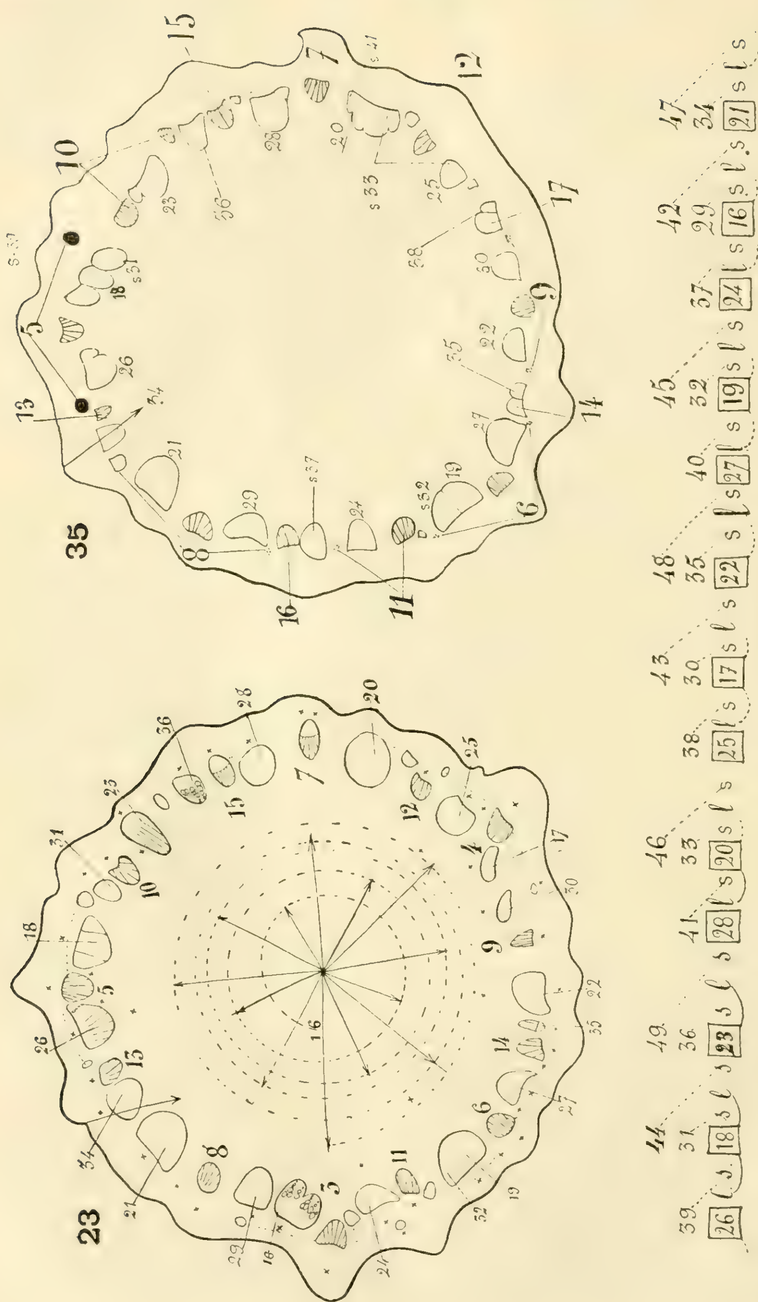


Fig. XXXV

faisceaux, savoir : treize médians, vingt et un sympodes ou faisceaux anastomotiques, et environ treize faisceaux latéraux. En outre, un foliaire médian, ou un latéral, peut rester isolé du faisceau ou du sympode auquel il doit s'accoler, bien au-dessous du point où théoriquement il devrait se souder en sympode. Enfin, des parcours spéciaux constituent parfois des faisceaux qui, d'habitude, ne se rencontrent pas.

Contrairement à ce que pouvaient faire croire des études un peu incomplètes, comme celle que j'ai faite pour la souche de *Phyteuma*, les végétaux montrent très rarement une régularité absolue et invariable dans les rapports réciproques de leurs faisceaux. Les études approfondies révèlent toujours des variations, du même ordre que celles que je signalerai dans cet échantillon d'*Erigeron*.

Néanmoins, je décrirai d'abord la disposition schématique des faisceaux. La disposition réelle n'atteint jamais cette régularité et cette symétrie parfaite, elle s'en rapproche.

Les faisceaux ou les feuilles étant numérotés en montant, et les sympodes portant le numéro de la feuille dont ils renferment le médian. La disposition est si régulière, que l'on peut numéroter les faisceaux d'une coupe transversale, en sachant le numéro de la feuille où se rend le premier faisceau foliaire sortant.

Par exemple on peut constater :

1° Entre **26** et **18**, de gauche à droite : — I, le latéral de 18 ; — II, le sympode formé par la réunion de trois faisceaux, savoir : le latéral de 26, le 39e faisceau médian uni au 50e.

2° Entre les médians **20** et **25**, on a de gauche à droite : — I, le sympode des 33e et 51e faisceaux médians unis au latéral 25 ; — II, le latéral du 20e ; — III, le sympode donnant le latéral du 33e et le 46e médian.

Fig. XXXV.

1. Coupe transversale de la tige d'*Erigeron canadensis* L. (23e coupe du schéma, fig. XXXIV). — 2. Id. 35e coupe. — 3. Ordre et place des faisceaux de l'*Erigeron canadensis* L. au-dessous de l'insertion d'une feuille : la seizième par exemple ; *s*, sympode ; *l*. latéral ; les numéros encadrés sont ceux des foliaires médians, les numéros qui les surmontent sont ceux des sympodes placés en *s*.

On trouvera, entre deux faisceaux ayant un numéro supérieur ou inférieur de *n* unités, à **20** et **25**, ou à **26** et **18**, on trouvera, dis-je, les faisceaux portant les numéros ci-dessus augmentés ou diminués de *n* unités.

Voici un exemple de l'ordre des faisceaux rencontrés sur une coupe transversale (1), au-dessous de la 16[e] feuille (fig. XXXV) :

Cette liste permet de numéroter tous les faisceaux d'une coupe transversale dont on connaît le numéro du foliaire médian le plus proche de sa feuille.

J'ai toujours constaté sur une coupe transversale, entre deux foliaires médians, soit un, soit deux sympodes.

Il n'y a qu'un sympode, lorsque le foliaire médian de droite est celui de la feuille située huit entre-nœuds au-dessous de la feuille où se rend le médian de gauche ; ex. : **6** et **14**.

Il y en a deux lorsque celui de droite appartient à une feuille située 5 entre-nœuds au-dessus de celle du médian gauche ; ex. : entre **3** et **8**.

*Variations.* — Chaque système foliaire comprend *trois faisceaux*, qui, dans les entre-nœuds placés près de la feuille, ont pour toutes les feuilles des dispositions toujours identiques. Les variations n'existent que dans leurs parcours éloignés de la feuille qu'ils desservent. Elles portent sur la *longueur* du parcours à l'état isolé, et sur la nature des faisceaux auxquels ils s'accolent pour former des sympodes.

La coupe 23, figure XXXV, faite au niveau de la cinquième feuille, ne montre pas le faisceau sympodique 33. Ce faisceau, qui existe à un niveau plus élevé, s'est de haut en bas divisé en deux branches qui s'accolent, l'une au vingtième médian et l'autre au vingt-cinquième. Si l'on considère de bas en haut ce faisceau 33 ; il se forme par l'union de deux branches, venant l'une du vingtième médian et l'autre du vingt-cinquième. (Au-dessus du faisceau 12 (fig. XXXIV), et voir figure de la coupe 35.)

(1) *s* = sympode, chacun renferme le médian de la feuille portant le numéro auquel il est relié.

*l* = un faisceau latéral, chacun est relié au numéro de la feuille à laquelle il appartient, et ce dernier numéro encadré marque la place du foliaire médian.

Il n'est pas tenu compte des latéraux formant les sympodes *s*.

Le faisceau 38 est uni au médian 17, sur une grande longueur, à un niveau où le dix-septième devrait être isolé. Dans l'angle droit inférieur du schéma (fig. XXXIV) le sympode 18 + 39 ne comprend que la plus grande partie du sympode 31, l'autre partie forme un fascicule accolé au dixième médian. La ligne de traits obliques indique le trajet réel, bien que le trajet théorique soit figuré également.

Dans chaque sympode, on voit sur une grande longueur




Fig. XXXVI

Faisceau foliaire (18 du schéma, fig. XXXIV) à différents niveaux dans la tige d'*Erigeron canadensis* L. Les numéros sont ceux des coupes de la série indiquée fig. XXXIV. — Ces figures, quoique schématiques, ont été dessinées à la chambre claire. La situation et le nombre de vaisseaux sont exacts.

l'indication des faisceaux qui le constituent. Aussi la séparation, ou mieux, l'*union des faisceaux entre eux, a lieu à un niveau très variable suivant les sympodes*. Ces variations sont en rapport avec les distances comprises entre les faisceaux les plus proches de leurs feuilles. Cette observation, jointe à la diminution des faisceaux primaires de haut en bas, confirme l'opinion suivante émise par M. Lignier.

Les sympodes ne sont point des faisceaux réparateurs qui émettent des faisceaux pour remplacer les foliaires sortants. Ce sont les faisceaux des plus jeunes feuilles qui s'unissent de haut en bas, pour laisser la place déjà occupée par les faisceaux des feuilles inférieures.

Ainsi, on peut voir le faisceau 38, déjà isolé au-dessus de la dix-septième feuille, à gauche, alors qu'il ne devrait se séparer de son sympode 49 qu'au-dessus de la vingt-cinquième feuille.

En allant de haut en bas, au-dessus d'un grand nombre d'insertions de faisceaux médians foliaires dans la tige, le sympode se plaçant à droite du nouveau faisceau envoie une branche au sympode qui se placera à gauche. Ex. : Au-dessus de l'insertion de la septième feuille.

C'est parfois celui qui se placera à gauche, qui en envoie une à celui de droite. Ex. : Au-dessus de la douzième insertion médiane.

Le faisceau 17 reste soudé avec le sympode, bien au-dessus de la quatrième feuille (Voy. la trente-cinquième coupe et le schéma).

Les latéraux peuvent être attachés à des faisceaux autres que ceux auxquels ils devraient théoriquement s'accoler. Ex. : le latéral droit de la feuille 5 (à droite et en bas du schéma, fig. XXXIV) prend place au milieu du sympode 31, et non sur le bord latéral droit du 18. Du reste ces deux sympodes sont soudés, à un niveau où ils devraient être isolés.

*Résumé.* — Malgré la complexité de la disposition des faisceaux, l'*Erigeron canadensis* montre, comme le *Phyteuma hemisphæricum*, une diminution constante des faisceaux de haut en bas. Quelques foliaires latéraux disparaissent ainsi, sans s'accoler en sympode avec d'autres faisceaux.

Les vaisseaux primaires existent dans tous les faisceaux formant un des sympodes.

### L'EXTINCTION LENTE DES FAISCEAUX PRIMAIRES, DE HAUT EN BAS, PARAIT ÊTRE UN FAIT GÉNÉRAL.

Un examen rapide montre que les tiges des **Gentianées**, dans les espèces où cet organe est grêle, ressemblent beaucoup à la tige aérienne du *Phyteuma hemisphæricum*, en ce qui concerne la disposition des faisceaux dans le cercle normal.

Dans les **Campanulacées**, les tiges assez jeunes ou adultes,

dans lesquelles on peut distinguer les faisceaux du cercle normal, montrent une diminution constante, de haut en bas, dans la largeur et l'épaisseur des formations primaires des faisceaux. Ces derniers étant chacun considéré isolément.

Toutefois, je signalerai une exception apparente, causée par l'existence d'une trouée dans le cylindre libéroligneux au-dessus de l'insertion de chaque feuille. Les faisceaux, qui, dans leurs parcours de haut en bas, constituent les bords de cette trouée, paraissent s'élargir en ce point. Mais le nombre des vaisseaux reste le même. Ce sont les éléments parenchymateux séparant les vaisseaux, et disposés comme eux en files radiales, qui augmentent de nombre, ils se sclérifieront plus tard. Il n'y a donc que le tissu de soutien du faisceau qui augmente en ce point. Ex. : *Campanula Trachelium*.

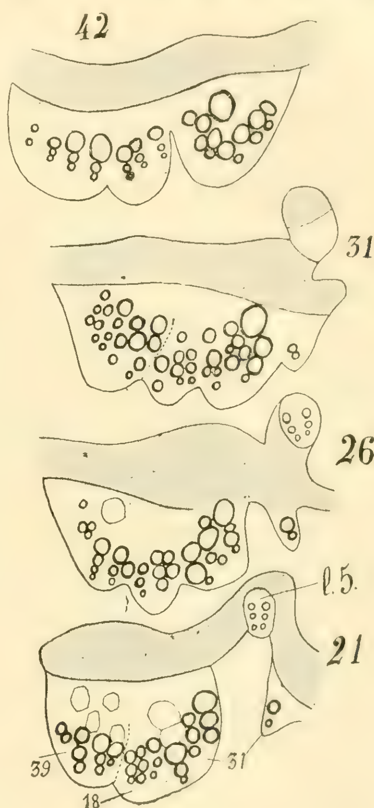



Fig. XXXVII

Suite de la figure précédente. Le faisceau 18, représenté fig. XXXVI, se trouve au milieu de la figure 42.

Les traces des rameaux, dans la tige, diminuent aussi de volume de haut en bas. Elles font suite d'ailleurs aux traces des appendices de ces rameaux.

J'ai observé les mêmes faits chez de nombreuses **Composées** (*Cirsium*, *Kentrophyllum*, *Helianthus*, *Helenium*, *Solidago*, *Senecio*, etc.), sans en faire cependant une étude aussi minutieuse que chez l'*Erigeron*.

Des tiges jeunes de *Belladone* et de *Daphne* montraient les mêmes faits ; nous verrons que, depuis longtemps, ils étaient signalés dans une foule de végétaux.

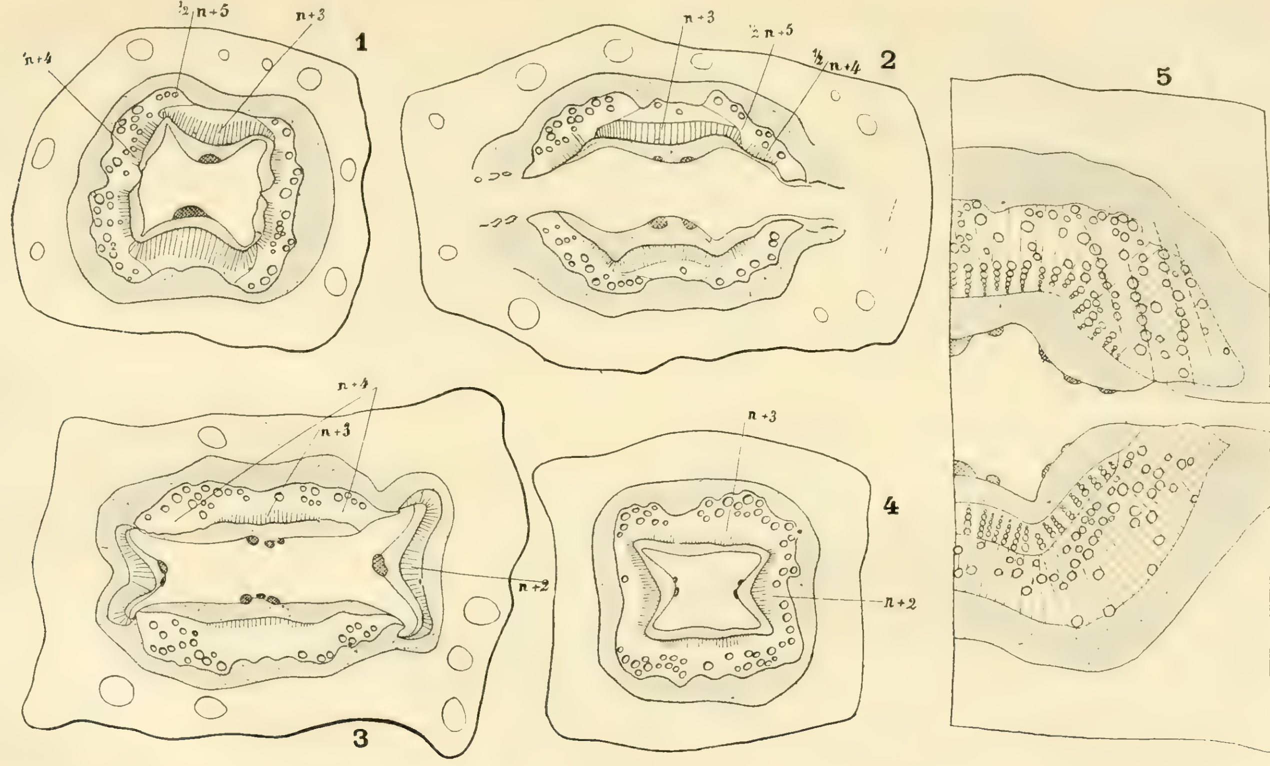



Fig. XXXVIII

## Etudes sur l'Eucalyptus globulus Labil.

D'après Hanstein, les formations secondaires des faisceaux ne vont pas aux feuilles avec les formations primaires qui leur sont superposées.

Sont-elles la suite des faisceaux primaires foliaires rencontrés au-dessus, ou bien sont-elles exclusivement des formations spéciales à la tige, la parcourant en zigzags tantôt sur un faisceau, tantôt sur un autre ?

J'ai tenté de répondre à cette question en étudiant le *Phyteuma hemisphæricum*, mais cette étude y est difficile, c'est pour cela que l'étude d'une tige à feuilles opposées décussées, telle que celle des jeunes *Eucalyptus*, sera intéressante.

D'après Briosi [63] et Delpino, un jeune entre-nœud d'*Eucalyptus globulus* offre en coupe transversale un rectangle libéroligneux. Deux côtés opposés sont formés par les traces des feuilles $n$, insérées au-dessus. Chacun des deux autres côtés est constitué par trois faisceaux : un médian, qui est la trace d'une feuille $n+1$, et deux latéraux, qui sont les moitiés des traces foliaires du couple $n+2$.

La figure 1, prise juste au-dessus d'un nœud, montre les faisceaux $(n+4)$ se divisant en deux. Chaque moitié s'unit (de haut en bas) à une des traces $(n+3)$ et forme ainsi une des deux faces libéroligneuses de la figure 2.

Nous allons voir que le bois secondaire que l'on trouve le plus proche du sommet d'une tige en voie de croissance, fait suite indirectement à une trace foliaire. Il se superpose radialement à elle, avant de s'atténuer peu à peu vers le haut, tout en lui restant superposé.

Dans la figure XXXVIII, 1, le bois secondaire est marqué

Fig. XXXVIII

*Eucalyptus globulus* Labil. Coupes transversales d'une tige. — 1. Au-dessus de l'insertion d'une paire de feuilles $(n+2)$. On voit les traces $(n+4)$ se diviser en deux, et chaque demi-trace $(n+5)$ se superposer radialement à la trace foliaire $(n+3)$. — 2. Coupe transversale plus près de l'insertion $(n+2)$. — 3. A l'insertion des feuilles $n+2$. — 4. Au-dessous de cette insertion. — 5. Partie d'une coupe transversale, au-dessus d'une insertion foliaire. On voit un alignement particulier des vaisseaux du bois secondaire.

par les gros vaisseaux, et le bois primaire par des lignes radiales. On voit le bois secondaire du faisceau $n+4$ déborder sur la face externe du bois du faisceau $n+3$ (fig. 1).

Plus bas (fig. 2 et 3), les faisceaux $\frac{1}{2}$ $(n+4)$ se confondent avec le $(n+3)$, ou se modifient de telle sorte qu'on n'en retrouve plus l'indication dans la figure 4, prise dans l'entrenœud au-dessous de la feuille $(n+2)$.

Dans cette figure, le faisceau $(n+3)$ va se diviser en deux pour céder sa place à la trace foliaire $(n+1)$.

Le faisceau $(n+4)$ a dû se réduire à des formations secondaires dont la suite forme, en partie du moins, les gros vaisseaux placés sur la trace $(n+3)$ (fig. 4).

En effet, le faisceau $(n+4)$ doit se comporter comme le faisceau $(n+5)$ dont on voit mieux le parcours inférieur. Or dans la figure 1, les formations secondaires constituant les extrémités du faisceau $(n+4)$ sont formées par les suites des demi-faisceaux foliaires $(n+5)$ entrés au troisième nœud au-dessus. En suivant les coupes successives, on voyait dans chaque sympode $\left(\frac{1}{2}(n+5), (n+4), \frac{1}{2}(n+5)\right)$ les vaisseaux primaires disparaître des extrémités latérales.

Les vaisseaux secondaires y subsistent donc seuls, et passent en descendant, à la face externe du faisceau $(n+3)$.

De plus, en suivant la *tige de haut en bas,* les premières formations ligneuses secondaires sont placées au point d'union des trois faisceaux formant un des deux sympodes que l'on rencontre au-dessus des nœuds. C'est-à-dire que ce bois secondaire est dans la situation du faisceau $\frac{1}{2}(n+5)$ de la figure 2. Il est caractérisé par la grosseur et l'isolement de ses vaisseaux.

Donc, les formations secondaires continuent, en direction verticale, les formations primaires libéroligneuses de la tige (le liber devant se comporter comme le bois).

Les formations primaires et secondaires de la partie

ligneuse d'un faisceau ne sont très distinctes l'une de l'autre, que lorsqu'une couche de sclérenchyme à petits éléments les sépare.

Le faisceau secondaire superposé au faisceau foliaire se termine peu à peu contre lui et ne se prolonge pas directement par les tissus primaires.

Une série de coupes, vers l'extrémité d'une branche, montrait du bois secondaire superposé à un faisceau, dans la région inférieure d'un entre-nœud. Mais en remontant dans le même entre-nœud, ce bois secondaire se confondait peu à peu avec le bois primaire, il était impossible de dire où s'arrêtait le bois secondaire. Cela n'est visible que vers le sommet de la tige, et lorsque cette région sera plus âgée, il en sera peut-être autrement.

Dans l'*Eucalyptus*, un faisceau foliaire n'est visible avec son bois primaire que sur trois entre-nœuds. A la base du premier entre-nœud au-dessous de sa feuille, il reçoit latéralement deux groupes libéroligneux formés surtout par les traces des feuilles insérées au-dessus. Sur un certain parcours, on voit nettement les trois parties constituantes du faisceau sympodique (fig. 2). Au bas du second entre-nœud, on ne distingue plus les trois faisceaux, mais ils existent, avec leur bois primaire. Alors, le sympode se divise en deux, comme les faisceaux $\left(\frac{1}{2}(n+5), (n+4), \frac{1}{2}(n+5)\right)$ dans la figure 1. — Dans le troisième entre-nœud parcouru, le faisceau suivi forme les deux côtés d'un sympode. Ces côtés, au bas de cet entre-nœud, sont réduits à des formations secondaires. — Dans le quatrième entre-nœud, on ne les distingue plus ; les formations secondaires intercalées dans d'autres faisceaux constituent leur seul prolongement inférieur.

Le bois secondaire fait donc suite, plus ou moins directement, à des faisceaux foliaires. Loin de l'extrémité supérieure de la tige, les divers groupes de bois secondaire forment

quatre sympodes à course flexueuse. Chacun d'eux est placé tantôt sur une face de la tige quadrangulaire, tantôt sur une autre, il en change à chaque entre-nœud, mais ne se rencontre que sur deux faces. Ces sympodes s'unissent deux à deux dans chaque entre-nœud, après le départ des faisceaux foliaires.

En examinant, immédiatement au-dessus d'un nœud, une tige plus âgée, le bois secondaire est toujours plus épais sur les faisceaux entrés deux entre-nœuds au-dessus, que sur ceux entrés un entre-nœud au-dessus. En outre, il n'existe pas de bois primaire, à chaque extrémité latérale des demi-faisceaux qui s'écartent pour faire place à la nouvelle trace foliaire (fig. 5).

Ainsi, dans une tige assez jeune, plus un faisceau foliaire est loin de sa feuille, plus ses formations secondaires sont épaisses et plus ses formations primaires sont minces. Les formations primaires arrivent à ne plus exister vers le bas, tandis que vers le haut, les formations secondaires s'atténuent en partie, et en partie se mettent en rapport avec les faisceaux foliaires de feuilles insérées plus haut sur la tige. Près du sommet de la tige, il n'y aura que les formations secondaires s'atténuant, superposées aux tissus primaires.

Donc, les faisceaux ligneux secondaires continuent le bois primaire des faisceaux foliaires, mais ils ne sont pas sur le prolongement strictement vertical des tissus primaires. Il doit en être de même pour les libers primaire et secondaire.

Ce prolongement des tissus primaires par les secondaires est peut-être très indirect. Ne serait-il pas une apparence, due à la superposition radiale des formations primaires et secondaires, en certains points où les vaisseaux primaires disparaissent ?

*On observe, avec certitude, à un certain âge de la tige, qu'au point où dans son trajet une trace foliaire perd son bois primaire, il existe du bois secondaire qui persiste comme dernier*

*reste de la partie ligneuse de la trace foliaire. Ce bois secondaire a remplacé peu à peu le bois primaire qui disparaissait, et il se poursuit seul vers la base, en se superposant radialement à la partie ligneuse d'un autre faisceau foliaire. Ce dernier a déjà parcouru un entre-nœud, c'est celui de la feuille insérée deux entre-nœuds au-dessous de la feuille dont provient le premier faisceau.*

Dans un rameau plus âgé, on ne voit plus de relations entre la disposition des tissus secondaires et celle des feuilles. Le cambium fonctionne sans que le processus de différenciation venant des feuilles s'y fasse sentir d'une façon évidente.

La figure 5 montre bien un alignement particulier des vaisseaux du bois secondaire, au-dessus d'une insertion foliaire. Est-ce là une indication de superposition des traces foliaires ligneuses? Il serait bien téméraire de l'affirmer d'après cette seule constatation.

La direction de ces lignes de vaisseaux est différente de celle du bois primaire et de celle des lignes de fibres entourant ces vaisseaux. Elle est oblique et non radiale, elle est identique à celle du faisceau $1/2\,(n+5)$ de la figure 1. Cette disposition est très nette, surtout d'un côté.

Après examen des coupes successives de tiges assez jeunes, je crois qu'il faut étendre à l'*Eucalyptus* les résultats trouvés pour le *Phyteuma*, et dire qu'au point où un faisceau foliaire s'unit définitivement à d'autres, il se réduit peu à peu à des formations secondaires.

Mais, si dans l'*Eucalyptus* nous avons étudié, par une méthode plus précise, le parcours des faisceaux foliaires sur quelques entre-nœuds, il est impossible de suivre le parcours ultérieur de chaque groupe ligneux secondaire. Dans leur union en sympode, il ne subsiste aucune trace précise de leur individualité.

Les feuilles des rameaux adultes, possédant de gros vaisseaux de bois secondaire dans leur pétiole, leurs traces sont pourvues de bois secondaire dès leur entrée dans la tige, et alors toute étude sur le trajet des formations secondaires de chaque faisceau est impossible.

Une contradiction apparente mérite encore une explication, car si le bois secondaire se rend aux feuilles, comment forme-t-il des sympodes placés tantôt sur un faisceau foliaire, tantôt sur un autre?

Le bois secondaire, placé exactement contre le bois primaire d'un faisceau foliaire, pénètre dans la feuille avec ce faisceau. Les autres couches ligneuses plus extérieures, forment le sympode et se poursuivent plus haut, à la face externe d'un autre faisceau ligneux primaire. La partie la plus interne de ce bois secondaire reste superposée à la nouvelle trace foliaire, et ainsi de suite, jusqu'au point où le dernier reste du sympode se continue vers le sommet de la tige par une trace foliaire, ou se termine peu à peu contre elle.

Ce dernier point, à un âge plus avancé, aura du bois secondaire plus abondant, né aux dépens de son cambium, mais faisant suite aux formations vasculaires de feuilles placées plus haut.

Il est juste de penser que le liber offre un parcours et des dispositions semblables, et ce qui est vrai pour la partie ligneuse du faisceau, doit l'être pour le faisceau libéro-ligneux.

*Résumé.* — Les faisceaux foliaires, chacun pris en particulier, diminuent de grosseur de haut en bas, par le nombre des rangées radiales de vaisseaux primaires et la longueur de ces rangées.

Peu à peu, ils se réduisent à des formations secondaires, qui seules les prolongent plus bas.

Plus les facteurs de la fraction de divergence sont élevés, plus il est facile de constater les faits exposés précédemment. Au contraire, dans les cycles foliaires $\frac{1}{2}$ ou $\frac{1}{3}$, les faisceaux forment plus vite des sympodes dans lesquels on ne les distingue plus nettement les uns des autres.

En considérant les sections transversales, la symétrie foliaire c'est-à-dire bilatérale domine d'autant plus dans la

tige, que celle-ci est plus jeune. Avec l'âge, la symétrie axillaire va en s'accentuant, mais sans être parfaite, car les sympodes, bien que prédominant sur les traces foliaires isolées, *sont inégaux entre eux*, suivant que les faisceaux qui les forment sont plus ou moins loin de leur sortie dans la feuille.

Pour mieux comprendre la structure de la tige d'une Dicotylédone normale, on peut faire un rapprochement entre elle et la structure des *Nyctaginées*. Dans cette dernière, on sait qu'il y a des cercles superposés de faisceaux libéroligneux; les plus extérieurs, entièrement secondaires, sont destinés aux feuilles plus élevées. Si, dans cette tige, on ne considère que le bois des cercles successifs libéroligneux, on aura une structure rappelant celle du bois des Dicotylédones, mais où les cercles successifs seraient plus éloignés les uns des autres et la dépendance foliaire plus évidente, tandis que chez les Dicotylédones normales les formations secondaires tendent à ne plus montrer leur dépendance foliaire, elles la perdent même, par suite du fonctionnement spécial d'un cambium général.

Aussi, la tige d'une Dicotylédone ressemble à celle d'une Nyctaginée dont tout le liber resterait dans une zone extérieure au bois et au cambium général.

## CHAPITRE II

### THÉORIE DU PHYTON ET THÉORIE DE LA DÉPENDANCE FOLIAIRE DE LA TIGE

Les études que je viens d'exposer, sur la disposition des faisceaux du cercle normal, conduisent naturellement à envisager et à discuter la dépendance foliaire de la tige et les faits qui se rapportent à l'ancienne théorie de GAUDICHAUD, dite théorie phytonienne.

Je ne ferai pas ici l'historique détaillé de cette question, elle se trouve exposée d'une façon assez complète dans la thèse de M. GRÉLOT [**73**, p. 108]. On s'y reportera.

Le principe de la théorie du phyton consistait à considérer une plante vasculaire comme une colonie formée par l'association d'individus appelés phytons. Chaque phyton comprenait une feuille, une portion de tige, une portion de

racine et une radicelle ; le développement de chaque individu se faisant de la feuille à la racine.

Pour plus de clarté, je sépare les faits en deux paragraphes.

Dans l'un, je ne parle que de la disposition du système libéroligneux. Dans l'autre, il sera rendu compte du sens de la différenciation des faisceaux.

### § I. — Relations entre le système libéroligneux de la tige et celui des feuilles, abstraction faite de tout ce qui concerne la marche de la différenciation (1).

Gaudichaud [**3**] soutint, en 1843, avoir démontré que les systèmes fasciculaires des bourgeons et des feuilles jeunes étaient indépendants les uns des autres dans la tige. Mais la méthode de macération qu'il employait manque de précision.

La diminution du volume des faisceaux foliaires, de haut en bas, fut signalée et étudiée d'une façon très précise dans la tige, par Hanstein, en 1857 [**9**].

Cet auteur étudia, par des séries de coupes, la tige d'un grand nombre de plantes, soit ligneuses, soit herbacées. Ses schémas sont accompagnés de coupes transversales représentant tous les éléments histologiques. Il s'adresse surtout à des **Conifères** : *Taxus baccata*, *Podocarpus*, *Cryptommeria*; il décrit en outre l'*Arabis albida*, le *Cytisus Laburnum*, le *Ribes nigrum*, l'*Amorpha fruticosa*.

Il constate, dans les rameaux assez jeunes des plantes ligneuses, comme dans les tiges des plantes herbacées, l'indépendance des faisceaux foliaires sur un long parcours et leur diminution de volume de haut en bas.

(1) Dans les descriptions de ce genre, les auteurs emploient souvent, — on y est parfois forcé faute de richesse de la langue française, — des mots impliquant dans leur sens strict un mouvement ou une notion de temps. Tel l'emploi des adverbes de temps, alors que l'on devrait faire usage d'adverbes de lieu.

Dans leurs lectures, beaucoup trop de botanistes prennent ces mots dans leur sens strict, et attribuent ainsi à leurs prédécesseurs des opinions que ces derniers n'ont jamais eues.

Pour Hanstein, dans le bois de la tige [9, p. 33], « les vaisseaux annelés et spiralés seuls forment des traces foliaires ligneuses, le bois secondaire le plus près du cambium de la tige âgée *ne se rend pas dans la feuille,* il cesse au-dessous d'elle ». — « Les faisceaux primordiaux, composés de vaisseaux spiralés et de cellules ligneuses, traversent, dans une parfaite indépendance, un certain nombre d'entre-nœuds, et se montrent à leur terminaison inférieure, ou bien isolés, ou bien en contact avec un faisceau voisin, par le moyen d'un très petit nombre de vaisseaux, ils vont en augmentant constamment de grosseur du bas vers le haut, et ils passent tout entiers dans les feuilles, on ne saurait *les considérer* comme de simples ramifications de faisceaux qui appartiendraient exclusivement à la tige. »

Ces conclusions d'Hanstein ne sont-elles pas contenues en partie dans cette phrase de Gaudichaud [3, p. 264] : « Les vaisseaux mérithalliens fasciculés (trace foliaire) circonscrivent le plus souvent la moelle, et la séparent du corps ligneux (c'est-à-dire du bois secondaire) ; ils restent quelquefois isolés au centre de la tige, dans la moelle. »

En 1870, M. Guillard [14] décrit des faits très bien observés et, dans l'explication de ses planches, il cite des plantes (*Erigeron speciosus, DC., Hybiscus syriacus, Amygdalus sinensis, Echium vulgare, Eranthemum nervosum*), où il constate la diminution, de haut en bas, du nombre de rangées radiales de trachées des faisceaux foliaires, et en donne le chiffre à divers niveaux. « Peu à peu, dit-il, les trachées disparaissent et des fibres ligneuses forment la plus grande partie du faisceau. »

Dans diverses publications, M. Lignier [47, 49, 50] montre aussi la diminution du volume de chaque faisceau foliaire de haut en bas ; il confirme d'une façon générale les faits montrés par Hanstein. Il étudie complètement le *Melaleuca densa* et insiste sur les relations des faisceaux entre eux, relations qui sont variables, dans la même tige, pour des faisceaux semblables.

M. Prunet [56], en 1891, montre la même décroissance des vaisseaux ligneux pour le *Periploca græca*, *Sium Sissarum*, *Ruellia varians*, *Vitis vinifera*.

Plus récemment, cette même diminution de volume des faisceaux a été signalée dans la fleur des **Gamopétales** bicarpellées, par M. Grélot, et dans le style des Gamopétales, par M. Guéguen (1). M. Grélot [73] a en outre signalé la terminaison d'un certain nombre de faisceaux en pointes aveugles inférieures.

M. Bouygues [81] constate la décroissance des faisceaux de haut en bas dans plusieurs pétioles.

Déjà, en 1883 [28], Weiss, sans parler d'idées théoriques, admet, par sa manière d'exposer, que tout faisceau de la tige est en rapport avec une ou plusieurs feuilles, puisque Hovelacque lui reproche de ne pas avoir parlé des faisceaux réparateurs. En réalité, Weiss désigne ces faisceaux réparateurs comme des faisceaux sympodiques formés par l'union des faisceaux foliaires.

En 1900, M. Bonnier [79] montre que, vers l'extrémité de la tige, le système libéroligneux le plus volumineux est celui de la feuille placée immédiatement au-dessus du point examiné.

En ce qui concerne la *façon dont les faisceaux sont unis :*

Déjà, en 1848, Lestiboudois [6, p. 80] qui, dans ses études sur la phyllotaxie anatomique, décrit la course des faisceaux caulinaires en les faisant ramifier, disait : « La séparation des faisceaux foliaires n'est autre chose que la modification du tissu cellulaire qui existe entre la fibre (trace) d'une feuille et celles des feuilles subséquentes. »

En 1880, M. Bertrand [22] insiste sur l'accolement latéral des faisceaux entre eux et sur le passage des liquides d'un faisceau à l'autre par osmose dans un sens transverse.

(1) Guéguen, *Recherches sur le tissu conducteur du style et du stigmate* (Journ. de Bot., 1900).

En ce qui concerne *les formations secondaires :*

Hanstein [9] dit que, sur chaque faisceau foliaire, elles cessent un peu au-dessous de la feuille.

En 1900 [79], M. Bonnier, après un certain nombre de recherches, adopte l'idée que toutes les formations secondaires de la tige et de la racine peuvent être considérées comme les prolongements basilaires des faisceaux foliaires primaires. Il étudie surtout des végétaux ligneux vivaces. Il compare la coupe transversale faite au-dessous de la feuille terminant à l'automne un rameau de l'année, à la section correspondante de la branche de deux ans qui porte la première, et il conclut que les formations primaires se continuent par les secondaires, parce que « le bois de deuxième année correspond à la base des formations de première année de la pousse feuillée ».

Aucun travail spécial n'a été fait en ce qui concerne les formations secondaires des années suivantes. Mais la question semble résolue depuis longtemps. Si on considère l'axe principal d'un arbre, le cambium pendant la saison de végétation fonctionne simultanément sur toute sa longueur. Il en résulte que dans un arbre âgé de six ans par exemple, la couche formée la sixième année sera la cinquième de la partie ayant cinq ans, la quatrième de la partie ayant quatre ans, etc. Cela est du reste une conséquence logique du travail précédent de M. Bonnier.

*Ainsi, la disposition des faisceaux de la tige montre que dans les tiges jeunes, tous sont destinés aux feuilles ou aux appendices de la tige; et qu'ils diminuent de grosseur de haut en bas. Les formations plus tardives des tiges âgées sont sur le prolongement vertical des faisceaux des appendices.*

Nous avons vu qu'il en est de même pour les faisceaux anormalement placés. Weiss, M. Lignier l'avaient montré pour les faisceaux de l'écorce et de la moelle d'un certain nombre de familles. Kruch pour les faisceaux médullaires, péricycliques et corticaux des **Composées**. Les traces des rameaux dans la tige, anormalement ou normalement pla-

cées, sont les prolongements des faisceaux destinés aux appendices de ces rameaux.

M. Gidon a montré que les faisceaux pseudo-péricycliques (ou péricycliques), se formant de plus en plus loin du centre de la tige des **Nyctaginées**, sont aussi les prolongements de faisceaux foliaires d'autant plus éloignés du centre de la tige qu'ils sont plus loin de leurs feuilles.

Mais, *il ne faut pas croire à la rigueur absolue de ces principes généraux*. Contrairement aux dispositions précédentes, M. Baranetsky [**74**, p. 311] a rencontré dans les tiges des *Rumex crispus*, *domesticus*, *confertus* un certain nombre de faisceaux libéroligneux médullaires, uniquement libériens à leurs deux extrémités, et qui n'ont parfois aucune relation avec les faisceaux périphériques.

J'ai également trouvé, une seule fois il est vrai, à la base d'une tige de *Campanula rapunculoides*, un fascicule médullaire totalement isolé du cercle libéroligneux normal.

Il faut aussi rappeler que dans le *Symphyandra pendula*, des faisceaux médullaires libéroligneux se perdaient peu à peu de bas en haut, alors que d'autres partant du même nœud se terminaient en pointe aveugle dans la moelle vers le bas. Disposition semblable à celles décrites par M. Baranetsky chez certains *Rumex*.

Les formations libéroligneuses primaires et secondaires de la racine sont, *en partie seulement*, le prolongement des formations de la tige, et par conséquent sont destinées aux feuilles.

Si la théorie foliaire des formations libéroligneuses de la tige n'est pas toujours d'une exactitude absolue pour la tige, elle ne l'est jamais pour la racine, et cela s'explique par les fonctions spéciales de la racine. Fonctions qui doivent déterminer la formation de tissus libéroligneux dans le système radicellaire.

Enfin, certaines anomalies libéroligneuses spéciales aux tubercules fourniraient une objection contre la théorie foliaire des formations libéroligneuses.

Mais, si c'est là une complication qui lui échappe en grande partie, ce sont des faits d'un ordre différent. On sait en effet que l'hypertrophie d'un organe, résultat de causes biologiques diverses que je n'ai pas à discuter ici, détermine l'apparition de tissus libériens et même ligneux desservant spécialement le nouvel organe.

Si les formations libéroligneuses de la tige sont formées par celle des feuilles, il n'en résulte pas que la tige soit entièrement formée par des feuilles soudées.

Bien qu'il ait étudié le développement des tissus, M. L. Flot [**80**], en 1900, n'a rien ajouté aux faits déjà connus, puisque comme ses prédécesseurs il figure les initiales de la tige. Il ne fait que confirmer, pour le *Cornus sanguinea* et quelques plantes, les faits décrits et figurés par H. Douliot en 1890 (1) et mentionnés dans le *Traité de botanique* de M. van Tieghem (éd. 1898, p. 288).

C'est-à-dire que l'épiderme de la tige continue celui de la feuille, de même pour l'écorce, la stèle et même la moelle : « La feuille naît aux flancs de la tige et près de son extrémité, comme elle croît, c'est-à-dire par un groupe de cellules-mères, l'externe appartenant à l'épiderme de la tige, la moyenne à l'écorce réduite encore à ce niveau à une seule assise, la troisième à la stèle » [**89**] (2).

Le travail de M. Flot ne permet pas de conclure, comme le fait cet auteur, que la tige est entièrement formée par la réunion des feuilles. Pour cela, il faudrait qu'en un point des tissus de la feuille terminale naisse une autre feuille plus jeune, qu'en un point des tissus de la base de cette jeune feuille, il s'en forme une autre, et ainsi de suite.

Tant que l'on trouvera les *initiales de la tige*, et les *initiales foliaires* naissant dans les tissus provenant des initiales de la tige, les feuilles doivent être considérées comme formées par la tige.

(1) H. Douliot, *Recherches sur la croissance terminale de la tige des Phanérogames* (Ann. des Sc. nat. Bot., 7e s., t. XI, p. 321, 1890).

(2) D'après M. Douliot, ces faits ne sont pas généraux, mais il les décrit chez de nombreuses plantes : *Tradescantia Martensii*, *Costus arabicus*, *Salix fragilis*, *Berberis vulgaris*, *Evonymus europæus*, *Saxifraga sarmentosa*, *Lythrum virgatum*, *Trapa natans*, *Gratiola officinalis*, *Scrofularia Ehrarti*, *Mentha*. Ailleurs, les initiales de la stèle et celles de l'écorce ne sont pas distinctes entre elles.

### § II. — Considérations sur la théorie du phyton au point de vue sens du développement.

#### A. — *Faits connus.*

Sans entrer dans de futiles détails rétrospectifs, il est juste de remarquer que Gaudichaud et de Mirbel, son contradicteur, avaient chacun raison sur un point et tort sur un autre; chacun avec raison reprochait à l'autre son erreur. Je m'explique.

Gaudichaud avait raison lorsqu'il disait à plusieurs reprises [**5**, p. 201] que pour les bourgeons, les tissus vasculaires se forment *in situ*, aux dépens de cellules déjà existantes. Mais il se trompait en disant [**5**, p. 38] : « les faisceaux traversent les tissus de l'embryon de haut en bas », si toutefois il prend le mot *traversent* dans son sens strict, car il dit ailleurs [**5**, p. 201] : « dans l'embryon, les trachées se forment par le seul effet de sa nutrition propre, et cela est vrai pour tous les autres éléments, tels que bourgeons et fleurs ».

Toutefois, il dit [**3**, p. 257] que l'accroissement de la tige en diamètre résulte de l'interposition des parties radiculaires ou descendantes des feuilles.

De Mirbel avait raison de dire que les vaisseaux se forment sur place dans la tige, mais il avait tort en disant [**34**, p. 25] : « les nouveaux filets (faisceaux) qui naissent des parties inférieures s'ouvrent un passage entre les utricules (cellules) et les refoulent les unes sur les autres »; d'après lui, les faisceaux des feuilles proviendraient de la pénétration dans la feuille des faisceaux de la tige. Il était encore plus loin de la vérité que Gaudichaud.

Trécul [**8**] montra, en 1853, que les tissus ne descendent pas plus des feuilles, qu'ils ne montent de la racine, les faisceaux se différencient sur place.

Ce savant fit d'intéressantes expériences (1) sur la formation des tissus dans des lambeaux d'écorces ne tenant plus au reste de l'arbre que par le haut ou le bas, mutilés de façons variées, et garantis contre la dessiccation. Il montra que le cambium apparaît, et continue de fonctionner en donnant du bois et du liber, alors que toute communication avec les feuilles est impossible, alors même que celles-ci sont toutes tombées à la suite de l'opération subie par l'arbre.

Trécul démontra ainsi l'indépendance foliaire de la formation des tissus secondaires chez les arbres âgés. Diverses observations lui montrèrent que la formation des racines est indépendante des feuilles. La théorie phytonienne, au contraire, admettait qu'une radicelle correspondait à chaque feuille, et que sans la feuille il ne se formait aucun des tissus destinés à la nutrition de cette dernière.

La théorie des phytons, en ce quelle avait d'essentiel, était donc fausse, le végétal n'était pas comparable à une colonie d'individus, comprenant chacun : *feuille*, *pétiole*, *portion de tige et de racine*, et *enfin radicelle*. Cette théorie est bien définitivement ruinée ; si quelques faits sur lesquels elle se basait, et qui l'ont accompagnée dans l'oubli où elle est tombée, doivent subsister comme vrais, ils ne méritent plus le nom de *théorie phytonienne*, à cause des erreurs liées à cette expression.

En 1857, le travail d'Hanstein, déjà mentionné ici, et qui se rapporte à des tiges relativement jeunes, fut un premier pas vers la rénovation partielle de cette théorie. Rénovation qui a abouti *au principe de la dépendance foliaire des faisceaux primaires de la tige*, telle que M. O. Lignier l'a définie.

Sans expliquer en détail les minutieux travaux de M. Lignier [**49, 50**], je dirai seulement que ce savant

(1) Expériences *identiques* à celles faites un siècle avant par Duhamel. Mais ce dernier auteur n'avait pas contrôlé les résultats de ses expériences à l'aide du microscope. (Duhamel du Monceau, *Physique des arbres*, 2 vol. in-4°, Paris, 1758, vol. II.) — Consulter pour les opinions antérieures relatives à ce sujet, A. Chatin, *Thèse doct. ès sc.*, Paris, 1840.

montre l'importance du système libéroligneux foliaire ou *mériphyte* dans la structure de la tige. « *Sans nier l'individualité de la tige comme région anatomique*, il admet que *son système libéroligneux primaire est uniquement formé par les traces descendues des feuilles.* » Cela ressortait déjà du travail d'HANSTEIN. Mais M. LIGNIER dit, en outre, avec plus de précision, que les faisceaux foliaires *primaires* se différencient de la feuille à la tige.

HANSTEIN n'avait pas envisagé avec précision le sens de la différenciation.

Déjà en 1870, M. GUILLARD [**14**] constate que les premières trachées apparaissent au milieu de la longueur du pétiole, ou du limbe, et s'étendent ensuite vers le haut et vers le bas. Fait qui a été confirmé par les travaux postérieurs de TRÉCUL [**24**, **60**], indépendamment de l'apparition des vaisseaux ligneux en deux points du parcours longitudinal d'un faisceau.

M. DANGEARD [**68**], en 1890, pousse trop loin la rénovation des théories de GAUDICHAUD ; il base surtout son opinion sur des considérations générales abstraites, et va jusqu'à dire que la racine des phanérogames n'est qu'une tige modifiée.

DELPINO, en 1892, admet que la tige provient de la fusion congénitale d'un nombre indéterminé de feuilles, mais il semble ne pas avoir donné d'observations à l'appui de son opinion [**65**].

En 1898, M. GRÉLOT [**73**] fait l'historique de la question et ajoute des observations personnelles qui corroborent les idées de M. LIGNIER. Il montre que le développement des faisceaux ne coïncide pas toujours avec la différenciation ligneuse, mais que pour chaque trace foliaire, le développement des faisceaux primaires dans la tige a lieu de haut en bas [**73**, p. 148, 149].

En 1900, M. GIDON [**76**], dans une étude intéressante, montre que chez les **Nyctaginées** les faisceaux en voie de développement descendent des feuilles et se terminent vers

e bas, soit en pointe libre dans le *parenchyme médulloïde*, soit au sein d'un procambium pseudo-péricyclique.

Chez ces plantes, les traces fasciculaires qui descendent, d'une feuille élevée, dans la tige, « au lieu de se prolonger (comme dans les **Caryophyllées normales**) sous forme de couches secondaires cambiales dans l'intérieur de faisceaux plus inférieurs, s'accolent généralement à eux latéralement, puis s'en séparent plus bas et deviennent immédiatement plus extérieurs ». Parfois même (*Pisonia*, *Bougainvillea*), l'accolement latéral n'existe pas, et à chaque nœud, certains faisceaux passent tout entiers d'un cercle à un autre plus extérieur. Le faisceau se termine presque toujours dans un procambium pseudo-péricyclique, extérieur à tous les faisceaux déjà formés au niveau de sa terminaison actuelle [**76**, p. 112, 86, 97, 39].

M. Jodin [**75**] conclut de ses expériences que la suppression de quelques folioles dans de très jeunes feuilles composées arrête le développement des faisceaux qui leur correspondent (1).

Mais il faut encore se garder de trop généraliser. M. Chauveaud a montré récemment [**85**,**86**], en ce qui concerne le sens du développement longitudinal, que pour l'*Allium Cepa* L., le *Pinus maritima* DC., le système fasciculaire primaire de la racine se forme avant celui de la tige, et qu'il en est indépendant. Le système radical se rend dans les cotylédons, ainsi que M. Vuillemin l'avait montré en 1884 [**30**]. De plus, M. Chauveaud constate que les faisceaux, différenciés d'abord dans la racine, s'étendent ensuite vers les cotylédons, ce qui démontre la *fausseté de la théorie des phytons en ce qui concerne la racine primaire*, cette dernière n'est pas une tige modifiée comme le soutenait M. Dangeard.

Je crois que pour concilier tous les faits observés, on ne

(1) I faut opposer à ce fait les tiges qui n'ont pas de feuilles développées. En outre les tiges de *Solanum tuberosum*, ayant poussé à l'obscurité, possèdent leurs faisceaux et leur liber périmédullaire alors que les feuilles n'existent pas du tout. De nombreux rhizomes sont dans le même cas.

saurait trop rappeler, en ce qui concerne le sens de la différenciation longitudinale vasculaire dans la tige, que Trécul [24, 60] a montré l'influence de la vitesse de croissance des organes sur le sens de cette différenciation. Trécul affirme que les vaisseaux apparaissent de haut en bas si la croissance est rapide, et qu'au contraire, si la croissance est lente, ils se différencient de bas en haut. Cet auteur a pu obtenir à volonté, chez la même plante, une différenciation ligneuse basifuge ou basipète, en provoquant une croissance lente ou rapide. J'en donnerai (p. 264) une explication vraisemblable.

Pour M. Lignier, la différenciation des tissus *secondaires* issus du cambium se fait de bas en haut [**42**, p. 390].

### B. — *Études sur le sens du développement longitudinal des faisceaux.*

Si on se rapporte aux formations médullaires des **Campanulacées**, dans certaines espèces telles que le *C. Trachelium*, la partie supérieure des tiges offre des dispositions simples d'où semble dériver la structure plus complexe observée à la base de ces mêmes tiges.

Beaucoup d'auteurs, après cette observation, oubliant qu'à l'état jeune ces tiges auraient offert des différences semblables, décriraient la différenciation sur place des faisceaux médullaires, sans faire remarquer qu'ils se basent uniquement sur la comparaison entre les régions supérieures et inférieures d'une même plante.

Je tiens à signaler cette erreur où tombent encore *presque tous* les botanistes. Quelques-uns poussent l'inexactitude jusqu'à prendre, comme stades successifs du développement, les coupes en série basipète d'un jeune pétiole ou d'un jeune entre-nœud (1).

(1) Ex. : M. Bouygues, dans ses études sur les pétioles [**81, 82, 84**], 1902 et M. Veil, *Sur les organes sécréteurs de l'Hypericum calycinum* (Journ. de Bot., 1903, p. 57).

M. VAN TIEGHEM, dès 1878, et en 1883, à propos d'un travail de M. GÉRARD [29], MM. BERTRAND et VAN TIEGHEM, protestaient contre cette erreur d'interprétation, dont TRÉCUL lui-même n'a pas toujours su se garder [13 bis, p. 293]. Cette méthode inexacte persiste toujours avec une désolante ténacité. Elle plaît par sa facilité, mais elle manque presque toujours d'exactitude, par le fait même que l'on prend comme stades successifs de développement les états jeunes d'organes qui, à l'état adulte, ne seront pas identiques.

## FAISCEAUX MÉDULLAIRES DES CAMPANULACÉES.

Dans une jeune tige de *Campanula pyramidalis*, qui paraissait destinée à un grand développement, la moelle au-dessous de l'insertion des feuilles radicales ne montrait aucun faisceau.

En remontant, on trouve, un peu au-dessus, les deux extrémités inférieures isolées de deux faisceaux médullaires. Très minces à leur base, ces faisceaux libériens augmentent de grosseur en montant, présentent du bois, et prennent place dans le cercle libérien normal à droite et à gauche de l'insertion d'une feuille. Près de ce point, ils possèdent du bois qui s'atténue de haut en bas comme le faisceau lui-même.

On sait que dans les échantillons plus âgés, les faisceaux médullaires descendent jusque dans la racine. Ils se forment donc de haut en bas (1).

Au-dessus de ce point, on rencontre d'autres faisceaux médullaires, venant des faisceaux normaux qui passent dans la moelle à droite et à gauche des trouées foliaires. Chacun d'eux se divise en deux branches : l'une allant se perdre dans l'entre-nœud inférieur, l'autre se dirigeant de bas en haut sur un très court trajet, disposition identique à celle que j'ai signalée vers l'extrémité de la tige du *Symphyandra pendula*.

(1) Le *Campanula lamiifolia* m'a fourni une observation analogue.

Le nombre des faisceaux médullaires augmente en remontant dans la tige. Isolés vers le bas, ils sont de plus en plus proches les uns des autres, puis accolés latéralement, et on arrive à un niveau où ils sont confondus en un cercle presque ininterrompu. Ce cercle est plus épais et pourvu de vaisseaux, aux points correspondant à la place des faisceaux les plus proches de leur passage dans le cercle normal.

Près du sommet d'une jeune tige, on voit un anneau périmédullaire complet de petites cellules, séparées du cercle normal par de larges cellules de moelle. Ce cercle donne un anneau complet de liber. Le développement sur place des faisceaux médullaires, au niveau où ils présentent à l'état définitif un grand développement, n'offre donc pas une disposition simple, rappelant celle que l'on observe dans les entre-nœuds où, à l'état adulte, ces faisceaux sont moins développés. La soudure des faisceaux en un cercle continu est primitive, à peine sont-ils marqués par le lieu où se différencient les premiers tubes criblés dans l'anneau libérien médullaire.

Dans une jeune tige de *Campanula rapunculoides,* déjà haute de 40 centimètres, il n'y avait pas trace de liber interne, dans les seize entre-nœuds inférieurs. Néanmoins, à la base des douzième, treizième et quatorzième feuilles, le liber normal de la tige, aux deux points d'insertion de la trace gemmaire, faisait une saillie très faible vers la moelle. Les feuilles montraient cependant une bande continue de liber antérieur.

L'examen d'autres échantillons permet d'affirmer que les faisceaux médullaires de *C. rapunculoides* se développent de haut en bas.

Ainsi prenons une jeune tige, dans une touffe où elles présentent toujours un fort développement des faisceaux médullaires. Au-dessus de nombreuses feuilles radicales, la trace de la première feuille caulinaire se place entièrement dans le cercle normal, sans repousser aucun faisceau dans la moelle. Le pétiole de cette feuille possède cependant des îlots libériens médullaires, dans un cercle libéroligneux. La seconde feuille caulinaire présente les mêmes dispositions, mais, près de son insertion, on

voit dans la moelle de la tige, en continuation avec le liber normal de la tige, un petit fascicule très court de cellules en voie de division, sans laticifères nettement différenciés.

Chez les **Campanulacées** au moins, on ne peut exactement se rendre compte de la différenciation sur place des formations médullaires, qu'en comparant, à des âges différents, des entre-nœuds identiquement placés, dans des échantillons identiques et appelés au même développement définitif.

Ainsi, par exemple : un échantillon souffreteux, mal venu, ne sera, à aucun stade de son développement, identique à un stade quelconque du développement d'un individu plus robuste de la même espèce.

A mon avis, mais *en se plaçant à un point de vue un peu théorique*, il faut *considérer* les dispositions simples des faisceaux médullaires, observées dans le *Campanula rapunculoides*, ou dans les tiges peu robustes de *C. glomerata*, *C. Trachelium*, comme un stade du développement des systèmes libéroligneux médullaires plus complexes des *C. lamiifolia* et *C. pyramidalis*. Chez les premiers, ces stades ne sont jamais dépassés et marquent le maximum de différenciation du système médullaire, tandis que dans les seconds, la complexité définitive est telle, qu'*il y a accélération dans les stades de la différenciation*.

Cette conception explique à la fois : d'une part, l'analogie qu'il y a entre les dispositions des faisceaux médullaires chez toutes les **Campanulacées** qui en possèdent, et d'autre part, les différences. Ces dernières étant marquées par une fusion de plus en plus précoce, entre les systèmes libéroligneux médullaires qui se rattachent chacun aux faisceaux normaux, vers une trouée foliaire.

### FAISCEAUX MÉDULLAIRES DES AUTRES FAMILLES.

Dans les jeunes plantules, d'*Œnothera biennis*, d'*Atropa Belladona*, Lamounette n'a pas trouvé de liber interne au-dessous des cotylédons. Dans les échantillons plus âgés, il se perd de haut en bas, en pointe aveugle, au-dessous du nœud cotylédonaire.

Sa différenciation a donc lieu de haut en bas.

FAISCEAUX NORMAUX.

*Formations primaires.* — Beaucoup d'auteurs ont remarqué que sur une section transversale de tige, les faisceaux des feuilles les plus élevées étaient de plus en plus petits. Mais avec l'idée préconçue que les faisceaux étaient plus volumineux à leur base qu'au sommet, ils ont cru que cela tenait à ce que les faisceaux étaient d'autant plus petits qu'ils se rendaient à des organes plus jeunes.

Ceci montre que les déductions, les plus logiques en apparence, conduisent souvent à l'erreur; puisque les faisceaux sont toujours plus volumineux en haut qu'à leur base.

Je n'ai pas fait d'études approfondies sur la différenciation des faisceaux normaux; mais il suffit de quelques observations précises sur le parcours des faisceaux à divers âges d'une plante, pour conclure avec certitude.

Dans le *Daphne Mezereum* par exemple, vers le sommet végétatif d'un rameau, les faisceaux libéroligneux primaires, suivis de haut en bas, montrent, dès leur formation, une lente diminution du volume de chacun d'eux. Il en est de même pour les faisceaux foliaires isolés, quel que soit l'âge des tiges observées. Comme leur largeur augmente jusqu'à un certain âge, on peut conclure que les faisceaux se forment de haut en bas.

La tige d'*Erigeron canadensis* étudiée précédemment était assez jeune, et montrait la même disposition. Des jeunes tiges d'*Atropa Belladona* la montraient aussi dans leurs faisceaux normaux et dans leurs faisceaux libériens périmédullaires.

Chez les **Campanulacées**, que la tige soit jeune ou âgée, les faisceaux foliaires placés dans le cercle normal montrent toujours une diminution *basipète* du nombre de leurs vaisseaux primaires (*Campanula Trachelium, C. pyramidalis, Phyteuma hemisphæricum*). Il en est de même pour les faisceaux du *Piper Betl,* et pour ceux de jeunes branches d'*Eucalyptus*.

La diminution basipète existe aussi : pour les faisceaux constituant la trace des rameaux dans la tige, et pour les sympodes formés par la réunion de foliaires ou de faisceaux gemmaires.

Ce fait a été constaté par des séries de coupes, et non par construction de diagrammes à l'aide de quelques coupes transversales.

Du reste, il y a unanimité entre les auteurs pour dire que les faisceaux, ou au moins les vaisseaux de chaque faisceau, se forment de haut en bas dans la tige.

Les faits de *double lieu* d'apparition de la différenciation ligneuse sur un faisceau, signalés par Trécul, dépendent probablement d'une disposition analogue à celles des faisceaux médullaires du *Symphyandra* ou de la base de la tige jeune du *Campanula pyramidalis*. Le faisceau foliaire entrant dans la tige enverrait un faisceau vers le bas et un vers le haut. Ce dernier se raccorderait à une branche fasciculaire descendant d'un autre organe.

*Formations secondaires.* — Dans des tiges de *Campanula* cueillies en hiver, la croissance avait été rapide à la base, tandis qu'elle s'était ralentie au sommet, les vaisseaux secondaires ligneux semblaient apparaître de bas en haut.

Si on considère les formations cambiales un peu âgées des plantes ligneuses, elles paraissent diminuer de bas en haut, leur formation serait donc basifuge, ainsi que M. Lignier l'indique pour les **Myrtacées**.

### AUX DIVERS NIVEAUX DE SON PARCOURS,

### *le même faisceau se forme souvent d'une manière différente et en des tissus différents.*

Une conséquence des études sur la disposition des faisceaux dans l'espace, est l'observation que le même faisceau se différencie parfois en des tissus différents, suivant le point examiné de son parcours.

Dans la tige, le *faisceau foliaire*, près de la feuille, se forme

aux dépens d'un méristème procambial. Plus bas, il est intercalé entre de plus gros faisceaux, et là, il dérive d'un cambium interfasciculaire formé aux dépens des rayons médullaires ou même du péricycle.

Plus bas encore, lorsqu'il sera dans un sympode, il sera : soit accolé latéralement à un autre faisceau, soit superposé radialement à cet autre faisceau ; dans ce dernier cas, il est réduit à des formations secondaires, et il se forme aux dépens d'un cambium intrafasciculaire.

Mais à ce niveau, il ne mérite plus le nom de faisceau. Nous sommes seulement en présence des tissus placés sur son prolongement et dont le développement, à mesure que l'on s'éloigne de la feuille, devient de plus en plus indépendant des vicissitudes biologiques de l'organe desservi directement par le faisceau en question.

### INFLUENCE DE LA VITESSE DE CROISSANCE SUR LE SENS DU DÉVELOPPEMENT LONGITUDINAL D'UN FAISCEAU ET DES TISSUS QUI LE PROLONGENT DANS UN SYMPODE.

Si on considère la disposition des faisceaux dans la tige dressée de *Phyteuma hemisphaericum* (fig. XXIX), on voit que le même faisceau est principal ou intercalé, suivant qu'on le considère à un niveau rapproché ou éloigné de la feuille qu'il dessert.

Ce fait étant acquis, on peut se poser d'une façon précise la question du sens longitudinal de la différenciation, pour toutes les plantes analogues au *Phyteuma*.

Il suffit, pour y répondre, de savoir si les faisceaux intercalés de la base (fig. XXIX, 1) se forment avant les faisceaux principaux d'un niveau plus élevé. On voit, par là, l'influence que la vitesse de croissance de la tige aura sur le sens des différenciations.

Si la *croissance est lente*, le cambium donnera des formations secondaires intercalées, avant que les faisceaux primaires d'un niveau plus élevé se soient formés.

Si la *croissance est rapide*, ce sera l'inverse.

La différenciation des faisceaux sera basifuge dans le premier cas, et basipète dans le second.

Il en sera de même dans la souche de *Phyteuma* (fig. XXXIII), si on compare les faisceaux foliaires d'un niveau donné, aux formations secondaires qui continuent ces faisceaux, mais qui sont placées à un niveau plus inférieur entre le liber et le bois primaire d'autres faisceaux.

On comprendra facilement : 1° que les cas de formation entièrement basipète ou entièrement basifuge doivent être assez rares, pour tout faisceau qui a un long parcours ; 2° que des variations de croissance, au cours de la formation d'une tige, produiront des cas mixtes ; 3° que la différenciation puisse être basipète pour les formations primaires, et basifuge pour les formations secondaires qui leur font suite.

Cela explique les observations de Trécul et les expériences dans lesquelles la vitesse de croissance pouvait renverser totalement le sens longitudinal de la différenciation ligneuse des vaisseaux [**60**].

Pour mieux expliquer mon opinion, je rattache entre eux les faits observés, par une *conception un peu théorique* semblable à celle que j'ai donnée (p. 261) pour les faisceaux médullaires de la tige des **Campanulacées.**

Dans les pédoncules floraux, et dans les tiges grêles herbacées annuelles, les faisceaux des appendices se perdent souvent de haut en bas, après une atténuation lente, sans accolement en sympode. Dans d'autres cas, il y a accolement latéral entre un certain nombre de faisceaux.

Il faut considérer ces dispositions simples, comme un stade du développement des dispositions de plus en plus complexes, rencontrées dans les tiges annuelles plus vigoureuses et dans les rameaux des arbres. Seulement, dans la formation de ces dispositions complexes, les stades primitifs *théoriques* sont d'autant plus effacés que la structure définitive est plus complexe, et que les faisceaux restent isolés sur

un moindre parcours. Et même, ces stades sont tout différents, pour les parcours très éloignés de la feuille correspondant à chaque faisceau.

D'une façon générale, on peut dire que si l'épaississement de la tige, à un niveau donné, est très rapide par rapport à l'apparition des feuilles et autres appendices situés au-dessus, les tissus *secondaires*, placés sur le prolongement des faisceaux foliaires primaires supérieurs, naîtront avant ces derniers, et l'on aura une formation basifuge, au moins en partie.

# QUATRIÈME PARTIE

## RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

---

La plupart des faisceaux médullaires de la tige, de la feuille et de l'axe hypocotylé, qu'ils soient libériens ou libéroligneux, sont la continuation directe de faisceaux ayant, sur un trajet plus ou moins long, une situation et une structure normales.

En d'autres termes : les faisceaux médullaires, ainsi que les faisceaux péridesmiques antérieurs (supérieurs), sont *presque toujours* des trajets partiels, anormalement placés, de faisceaux normaux.

Si, avec M. van Tieghem [**89**, p. 173], on oppose les faisceaux cribro-vasculaires de la moelle aux faisceaux libéroligneux médullaires venant du cercle normal, et les faisceaux criblés aux faisceaux libériens venant du cercle normal, la catégorie des faisceaux libériens et libéroligneux doit comprendre des faisceaux que M. van Tieghem classe dans la catégorie des faisceaux criblés et cribro-vasculaires. Tels les *faisceaux périmédullaires* des **Campanulacées**, du *Tecoma*, des **Acanthacées**, ceux d'un grand nombre de **Gentianées**, d'**Œnothéracées**, ceux des *Daphne*, des *Croton* et ceux de toutes les **Composées-Liguliflores** qui possèdent des faisceaux médullaires.

Il en est de même d'une grande partie des faisceaux médullaires des **Myrtacées**, **Convolvulacées**, **Asclépiadées**, **Apocynées**, **Solanées**.

Tous les faisceaux anormalement placés, dans les feuilles de plantes à tiges normales, sont la suite de faisceaux normalement placés. J'en ai cité de très nombreux exemples.

Un véritable *faisceau surnuméraire*, anormal, devant avoir un parcours anormal sur toute sa longueur, le nombre des plantes possédant de tels faisceaux est assez restreint. Ex. : *Bryonia dioica*, *Cucurbita maxima*.

Chez un grand nombre de plantes, dans la même feuille, parfois sur la même nervure, il y a des faisceaux antérieurs qui sont la suite des faisceaux normaux, et d'autres qui restent en place anormale sur tout leur parcours dans la feuille. Ex. : *Eucalyptus*, *Periploca*, *Vinca*.

Considérons la *course basipète des faisceaux*, depuis les plus fines nervures foliaires jusque dans la tige et la racine inclusivement.

On doit considérer deux catégories de faisceaux :

I. Les *faisceaux surnuméraires* ; II. Les *trajets anormaux de faisceaux normaux*. Catégories mal délimitées, à cause de nombreuses transitions, marquant une série de passages d'un groupe à l'autre, et de leur coexistence dans la même plante ou dans la même feuille.

I. — Faisceaux dont le trajet, au moins dans la feuille, est entièrement placé à la face antérieure de l'arc foliaire normal. Ex. : *Bryonia*, nervures marginales d'*Eucalyptus*.

II. — Faisceaux normalement placés, devenant médullaires ou antérieurs au bois :

α. Soit dans la feuille, sur les nervures d'un ordre plus ou moins élevé. Ex. : schéma A, fig. XXXIX.

β. Soit dans le pétiole. Ex.: Schéma *a*.

γ. Soit dans la tige. Ex. : M (toujours fig. XXXIX).

Le changement de situation a toujours lieu près de l'intersection des faisceaux et à la jonction de deux organes.

La **terminaison inférieure** des faisceaux anormalement placés, quelle que soit leur course, a lieu de l'une des façons suivantes :

1. En pointe aveugle basipète anormalement placée. Ex. : A, B, C, a, M, N.

2. Ils s'accolent ou se confondent, avec d'autres, en sympodes se terminant aussi en pointe aveugle inférieure. Ex. : B′, M′, N′.

3. Ils reprennent place normale, soit isolément, soit en groupes sympodiques. Ex. : A″, B″, a″, N″.

— α. Pour un *faisceau anormalement placé dès le limbe*, le trajet en place normale, c'est-à-dire postérieure, peut être très long ou très court, par rapport à la longueur de la feuille.

Il passe en situation anormale :

Soit *brusquement*, à la jonction des faisceaux de deux nervures (fig. XL, schéma VI) ;

Soit peu à peu, en occupant une situation de plus en plus latérale dans l'arc normal, et se retournant peu à peu à sa face antérieure (fig. XL, schéma VII).

Pour se placer anormalement, dans l'un et l'autre cas, le faisceau normal subit presque toujours un changement d'orientation égal à 180°.

Au point de vue du parcours des faisceaux antérieurs et des faisceaux médullaires de la feuille, il n'y a pas de différence entre les faisceaux libériens et les faisceaux libéroligneux.

Par des parcours analogues, des faisceaux libériens ou libéroligneux peuvent prendre place dans l'intérieur d'un cercle libéroligneux. Ex. : *Isonandra*, *Acer*.

— β. En *haut du pétiole*, c'est à la réunion des nervures les plus volumineuses, qu'un certain nombre de faisceaux se trouvent, suivant la forme des nervures, emprisonnés dans la moelle, ou rejetés à la face antérieure d'un arc.

— γ. *Faisceaux se plaçant anormalement dans la tige*. Les faisceaux normaux de la feuille peuvent passer en partie dans la moelle de la tige, au nœud même d'insertion de leur feuille. Ex. : schéma N, N′, N″. Mais le plus souvent, ils parcourent plusieurs entre-nœuds dans le cercle péri-

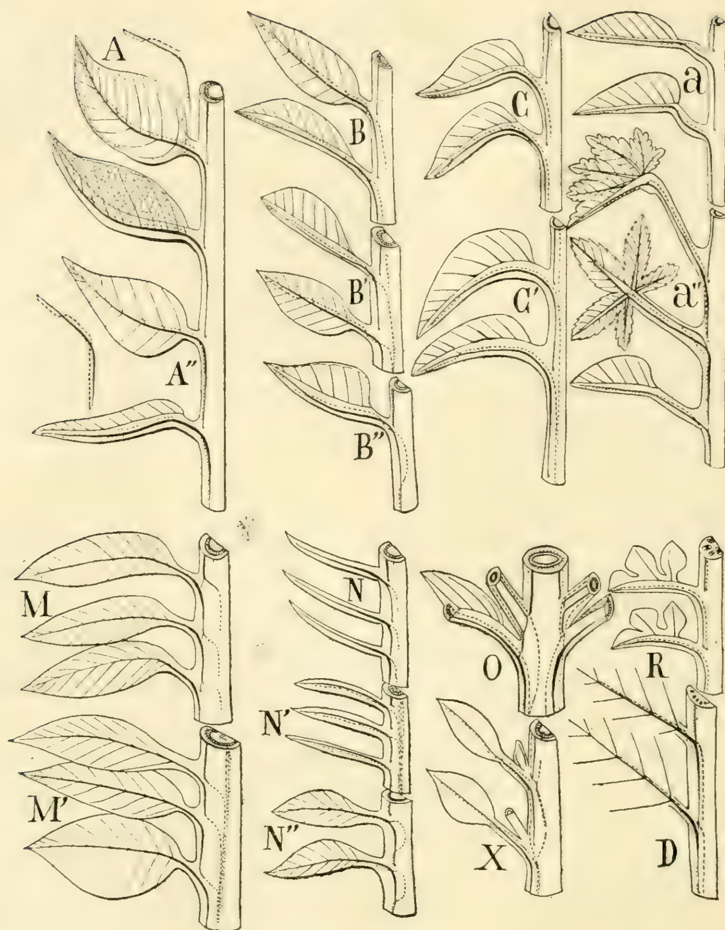



Fig. XXXIX

Schémas des divers types de parcours des faisceaux passant dans la moelle. — Le trait plein représente la place normale des faisceaux : soit dans la feuille, soit dans la tige. — Le trait pointillé représente le trajet en place anormale, c'est-à-dire dans le péridesme antérieur ou dans la moelle. Toutefois, dans un certain nombre de schémas, le trait pointillé se continue et marque en plus le trajet normal, mais alors il est toujours sur la face dorsale ou postérieure du trait plein. — Le petit crochet ou point, qui termine un faisceau vers le bas, indique que ce faisceau se continue, en avant ou en arrière du plan de la figure, dans les entre-nœuds plus inférieurs et à côté des faisceaux venant d'autres feuilles plus inférieures. — Enfin, il est des choses que le schéma ne saurait indiquer. Ainsi, très souvent, la partie libérienne d'un faisceau passe seule dans la moelle, ou bien le bois qui l'accompagne se poursuit moins loin que le liber. Souvent le faisceau ne passe dans la moelle qu'en partie; parfois ce sont les bords libériens ou libéroligneux de l'arc fasciculaire; d'autres fois, c'est la partie centrale qui devient médullaire.

phérique de la tige et ne passent dans la moelle qu'au-dessus de la trouée foliaire placée verticalement au-dessous d'eux (schéma M, M', fig. XXXIX), ou au-dessus de l'insertion de faisceaux stipulaires. Ex. : *Piper*.

α. X. — **Différents modes de parcours des faisceaux devenus anormaux, de haut en bas, dans le limbe ou dans le pétiole.** Ex. : A et a.

I. — Ces faisceaux ne se prolongent pas dans la moelle de la tige. Leur terminaison a lieu de trois manières :

1. En pointe aveugle inférieure, ex. : A ;
2. Par leur retour en place normale (A″) ;
3. Ils se confondent en des sympodes, qui peuvent se terminer en pointe aveugle ou reprendre place normale.

II. — Des faisceaux foliaires péridesmiques antérieurs (sens étendu) (1) se recourbent sur un court trajet dans le

(1) Cette catégorie de faisceaux comprend tous les faisceaux, libériens et libéroligneux, placés à la face antérieure d'un *arc libéroligneux postérieur*.

Il faut dire aussi qu'en réalité, le trajet d'un faisceau n'est pas entièrement dans un plan vertical. — Considérons le parcours basipète des faisceaux. — Schémas A,B,C. — *Faisceaux devenant : soit médullaires, soit antérieurs, dans le limbe même.* — A,A',A″. *Ils ne dépassent pas le limbe,* au moins dans une situation anormale. Ils s'y terminent en pointe aveugle : isolément A, ou en groupes sympodiques A'. Ils retournent en place normale, isolément ou en sympodes A″; ex. *Ficus, Sterculia,* etc. — B, B'. *Ils se prolongent dans la moelle de la tige,* après un court retour en place normale, ex. : *Campanula* anormales. — C.C'. *Ils passent directement du péridesme dans la moelle de la tige,* et là ils peuvent : soit se terminer en pointe aveugle, ex. : C, *Campanula rapunculoides,* C, *Trachelium,* soit se souder avec d'autres, ex. : C', Œnothéracées, Myrtacées, Gentianées, Convolvulacées. — D. Après un premier trajet anormal dans le limbe, ils peuvent redevenir médullaires après un long parcours normal dans la tige. Exemple probable chez quelques Ombellifères. — Schémas *a,a',a″. Faisceaux devenant anormalement placés dans le pétiole.* Ils se terminent en pointe aveugle : *Lavatera olbia, Catalpa* : *a,* ou retournent en place normale : *a″,* ex. : *Malva sylvestris, Althæa rosea, Sida Abutilon.* — Schéma M,N,O. *Faisceaux devenant anormalement placés dans la tige.* Soit après un trajet normal dans cet organe, ex.: M.; soit directement, à l'insertion foliaire : N, ou à l'insertion du rameau, ex. : O. — M. *Campanula rapunculoides,* faisceaux devenus médullaires dans la tige, après un trajet normal, et se terminant isolément en pointe aveugle. — M'. Faisceaux du type précédent, se terminant dans la moelle, unis en sympodes, ex. : Campanulacées, *Acanthus, Piper, Tecoma.* — M″ retour en place normale, ex. : *Cardopatium.* — N et N'. Faisceaux du type N se terminant dans la moelle, ex.: *Croton pungens.* — N″. Se terminant après retour en place normale : *Phytolacca.* — R. Faisceaux dont la terminaison basifuge est en place anormale dans le limbe foliaire, ex. : *Bryonia.* — X. Faisceaux se perdant de bas en haut dans la moelle de la tige, ex. : *Symphyandra pendula.*

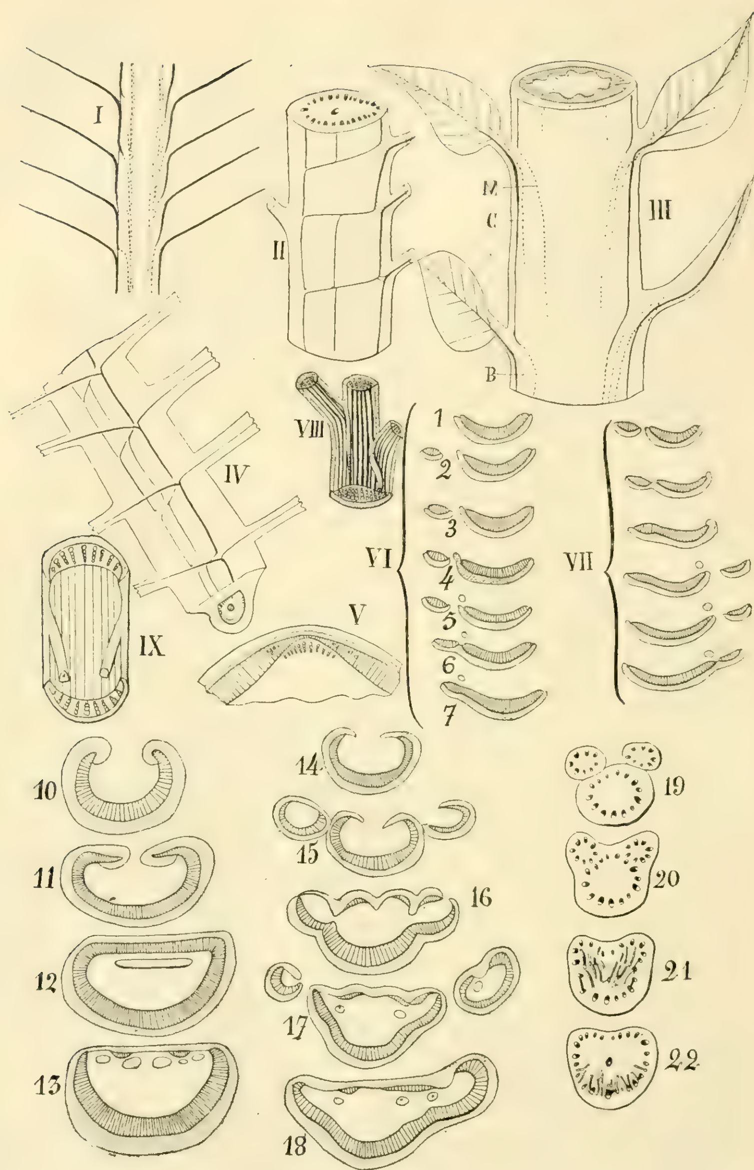



Fig. XL

1. Schéma de la disposition des faisceaux dans la nervure médiane d'*Isonandra Gutta* : les traits pleins sont les faisceaux normaux des nervures de deuxième ordre, les pointillés sont les trajets médullaires. Souvent le liber devient seul médullaire. Ce schéma est identique au type M de la tige : planche XXXIX. —

*cercle libéroligneux normal* (cycle) de la tige, avant de passer dans la moelle.

Ces faisceaux peuvent se terminer de l'une des trois manières mentionnées ci-dessus (ex. : schéma B et B′, fig. XXXIX). Je ne connais cependant pas d'exemple où ils rejoignent le cercle normal.

III. — Des faisceaux péridesmiques antérieurs passent directement de la feuille dans la moelle de la tige (ex. : C). Ils peuvent se terminer isolément en aveugle (C), former sympodes avec d'autres (C′), ou retourner au cercle normal (C″). Ce dernier cas existe, d'après GÉRARD [23], à la base des tiges de *Atropa Belladona*, *Datura Stramonium*.

β. X. — **Les faisceaux devenus anormaux dans le pétiole** peuvent se comporter comme ceux du limbe, en ce qui concerne leur trajet basipète et leur terminaison (ex. : a, a′, a″).

γ. X. — **Faisceaux foliaires normaux rentrant dans la moelle de la tige** (ex. : M, N). Ils y rentrent après un parcours normal dans le *cercle normal de la tige* (*cycle*), (ex. : M, M′, M″), ou directement (ex. : N, N′).

II. Course des faisceaux devenant médullaires, dans les tiges de *Begonia* et d'OMBELLIFÈRES. Ils sont supposés dans un plan vertical. — III. Tige de *Campanula rapunculoides* : coexistence dans le même entre-nœud des types M, B et C de la planche XXXIX. — IV. Rachis médian d'une feuille d'OMBELLIFÈRE. La course des faisceaux est semblable à celle des faisceaux de la tige (schéma II). — V. Vaisseaux primaires d'une trace foliaire de *Campanula*, se plaçant en dedans des formations ligneuses secondaires de la tige. — VI. Série basipète de coupes transversales, sur une nervure, montrant le passage d'un fascicule criblé du liber normal à la face antérieure de l'arc libéroligneux, assez brusquement, à la jonction de deux nervures. — VII. Liber passant peu à peu à la face antérieure de l'arc normal. — VIII. *Campanula pyramidalis*. Reconstitution d'une portion de nervure foliaire. Deux fascicules libériens passent à la face antérieure, l'un se continue et l'autre s'éteint peu à peu de haut en bas. — IX. *Gentiana Pneumonanthe*. Passage lent des bords libériens de la nervure, à la face antérieure. — 10, 11, 12. Divers aspects du pétiole et de la nervure médiane, dans une feuille de *Campanula rapunculoides* (etc.). — 14 à 18 et 13. Succession basipète de coupes dans une nervure foliaire du *Campanula lamiifolia* : la réunion des nervures latérales montre comment une partie du liber se place à la face antérieure avec quelques vaisseaux ligneux ; et ainsi, des fascicules libériens, totalement médullaires, se poursuivent dans le liber normal. — 19 à 22. Jonction, au pétiole médian, de deux branches latérales du pétiole d'*Œnanthe crocata*. Les faisceaux, placés aux points d'union, forment un diaphragme et l'un d'eux reste dans la moelle de l'entre-nœud placé au-dessous (Voy. Schéma IV de cette planche).

Enfin, quelques faisceaux des rameaux passent dans la moelle de la tige, à l'insertion du rameau et à celle de la feuille (ex. : O).

Tous ces faisceaux présentent l'une des terminaisons déjà mentionnées.

Les *faisceaux corticaux* sont des faisceaux descendant des feuilles. Ils peuvent se terminer dans l'écorce, sans rejoindre le cercle normal. Tel est le cas rencontré pour un certain nombre de faisceaux du *Campanula pyramidalis*, analogues en cela à ceux du *Buxus* [**45**] et des *Mélastomacées* [**42**].

**Faisceaux médullaires dans chaque plante en particulier.** — Une plante peut offrir une ou plusieurs des dispositions citées ; une de ces dispositions peut caractériser toute une famille ou n'avoir aucune valeur, même spécifique.

On peut distinguer trois cas :

1° *Les feuilles seules* présentent des faisceaux médullaires, soit dans le pétiole seul, soit dans le limbe et le pétiole à la fois.

2° *La tige seule* en renferme. Les faisceaux foliaires passent directement ou indirectement dans la moelle de la tige : ex. : *Tecoma* (M), **Acanthacées**, *Daphne, Croton pungens* (N'), *Phytolacca* (N").

3° *La tige et la feuille* en possèdent, par suite de la présence de faisceaux péridesmiques antérieurs qui se prolongent directement dans la moelle de la tige (ex. : schéma C, C', C", fig. XXXIX) ou même indirectement (ex. : B, B').

Ces faisceaux peuvent être superposés à des faisceaux médullaires, suites de faisceaux normaux de la tige ou du pétiole : dans les *Campanula*, on trouve à la fois les faisceaux schématisés par M, N, B' et C' (fig. XXXIX) ; dans l'*Ipomæa purpurea*, M et C' sont superposés.

*Orientation des faisceaux anormalement placés.* — Sans expliquer la cause initiale de l'orientation *souvent inverse* des faisceaux médullaires, l'étude de leurs parcours donne

une explication, en faits, de cette disposition. Un faisceau normal d'une nervure foliaire, en passant peu à peu à la face antérieure de la nervure médiane, accomplit presque toujours une rotation sur lui-même, égale à 180°. Les faisceaux devenant *brusquement* médullaires, dans la tige, subissent aussi presque tous un changement d'orientation identique, mais plus brusque, sauf dans quelques cas : *Silaus*, *Piper*.

Par ce changement d'orientation, les faisceaux qui se placent à la face interne des autres tendent à former avec eux des faisceaux concentriques. On peut voir en cela une disposition rappelant une structure polystélique. La présence *exceptionnelle* d'une assise plissée interne, chez certains échantillons de *C. glomerata*, est en faveur de cette opinion, mais cette polystélie serait acquise et non ancestrale.

*Cause apparente de la présence des faisceaux médullaires.*

La situation anormale des faisceaux, soit médullaires, soit corticaux, soit péricycliques, semble résulter de la concrescence des divers systèmes conducteurs venant des feuilles et des pièces florales. Ils ont à peine place pour se loger dans la tige ou le pédoncule, ils s'y disposent alors symétriquement.

On pourrait expliquer cela par l'*hypothèse* suivante. La structure histologique des tissus conducteurs ne leur permet pas une condensation suffisante pour se placer sur un seul cercle. Le bois se condense, plus facilement que le liber, en un petit faisceau ; sans doute à cause de la fluidité de la sève ascendante et du passage facile des liquides d'un vaisseau à l'autre. Pour des raisons inverses, le liber est moins capable de se condenser. De sorte que si l'on considère deux faisceaux à leur jonction, tout se passe, de haut en bas, comme si le bois occupait moins de place relativement au liber. Ce dernier tissu passe alors sur les côtés, puis sur la face antérieure ou interne de l'arc ligneux.

Les remarques suivantes sont aussi en faveur de cette conception. Le liber d'un faisceau libéroligneux a un parcours plus long que celui du bois. Le liber forme très souvent, à lui seul, les faisceaux médullaires. Le liber forme plus souvent que le tissu vasculaire un cercle continu dans la tige ou dans la feuille.

En outre, le liber périmédullaire existe surtout dans les groupes végétaux où il existe un cercle libéroligneux normal continu : **Gamopétales, Myrtacées**.

Il serait intéressant de vérifier cette hypothèse, en recherchant si la condensation des faisceaux sur un cercle n'est pas en rapport avec une structure plus perfectionnée du tissu criblé et du tissu ligneux-vasculaire, structure qui permettrait aux faisceaux voisins de se condenser en un seul faisceau de plus petit volume, remplissant le même rôle.

Les faisceaux se placent anormalement en descendant :

1° Dans la feuille, à toutes les intersections de faisceaux;

2° Dans la tige, à l'insertion des feuilles et des bourgeons latéraux ;

3° Dans les pièces florales, à l'intersection des faisceaux des divers verticilles.

Au point où les systèmes conducteurs de deux organes se rencontrent, dans des plantes à structure générale normale, quelques faisceaux passent à la face interne des autres sur un espace très minime. Ces trajets anormaux constituent, aux nœuds de la tige ou du rachis, comme au sommet du pétiole, des diaphragmes transverses à mailles plus ou moins lâches. Dans certaines plantes (*Begonia*), un certain nombre de ces faisceaux restent dans la moelle, sur un certain espace, avant de reprendre place normale ou de se terminer, dans la moelle, en pointe aveugle basipète.

D'après les travaux de Lamounette [**53**], le liber médullaire ou le liber péridesmique antérieur se rencontre en quantité plus ou moins grande, et la précocité de sa formation dans un organe augmente avec son extension dans

les diverses parties de la plante. Il en est de même, au point de vue de la longueur, du trajet anormal des faisceaux normaux : très court chez certaines plantes, il devient de plus en plus long chez d'autres végétaux, et, enfin, il existe seul pour tous les faisceaux libériens antérieurs de quelques **Cucurbitacées**.

La présence de faisceaux médullaires et péridesmiques antérieurs consiste d'abord en une déviation partielle dans le parcours du système normal, et aboutit à la constitution d'un système superposé aux faisceaux normaux.

Il existe toutes les transitions possibles entre les faisceaux médullaires du pétiole des **Malvacées**, et les faisceaux surnuméraires de *Bryonia dioica* et de *Cucurbita Pepo*.

En considérant tout organe comme latéral par rapport à un autre sur lequel il est fixé latéralement, par exemple : la feuille, par rapport à la tige ; la nervure latérale, par rapport à la nervure médiane ; les folioles, par rapport au rachis. Des faisceaux normaux, dans un organe latéral ou appendiculaire, pourront devenir anormalement placés, soit directement lors de leur insertion sur l'axe, soit indirectement après un parcours normal dans cet axe, soit même à l'insertion de cet axe sur un axe plus important.

Ex. : — Le schéma M (fig. XXXIX, ou I, fig. XL) s'applique aux nervures médianes d'*Isonandra*, comme au rachis des **Ombellifères**, comme aux tiges-axes de *Tecoma radicans* et des *Acanthus* ; aux faisceaux médullaires d'*Isonandra*, comme aux faisceaux criblés antérieurs du *Lippia citriodora*. Les schéma M et N s'appliquent aux nervures médianes des folioles, comme au rachis des feuilles composées, aux rameaux comme aux tiges-axes.

La cause de la terminaison en place anormale ou en place normale, des faisceaux antérieurs, vers les extrémités des nervures, est encore inconnue.

Le plus grand nombre des observations coïncident avec la règle suivante.

La terminaison basifuge, des faisceaux antérieurs de la

feuille, est anormalement placée, lorsque ces faisceaux s'étendent jusqu'aux petites nervures plongées dans les tissus parenchymateux desservis par les fascicules criblés.

### DISPOSITIONS GÉNÉRALES DES FAISCEAUX DANS LA TIGE.

Dans la tige, et aussi dans le pétiole, les faisceaux foliaires, isolés ou réunis en sympodes, normalement ou anormalement placés, diminuent de grosseur de haut en bas. Cette diminution basipète est surtout évidente pour le tissu vasculaire primaire, elle existe aussi pour le liber. Elle est totalement masquée dans les faisceaux sympodiques où des formations secondaires sont intercalées, radialement, entre le bois primaire et le liber *primaire*.

Si la diminution de volume est masquée par l'union de nombreux faisceaux sur un sympode, elle n'en existe pas moins pour chaque faisceau et pour les tissus continuant chaque faisceau.

Presque toutes les figures classiques des diagrammes de la course des faisceaux sont inexactes sur ce point.

Les faisceaux, soit primaires, soit secondaires, intercalés entre des faisceaux plus gros sont souvent les parties inférieures de faisceaux plus volumineux à un niveau supérieur.

Les premières formations secondaires sont en partie la suite verticale des faisceaux primaires de feuilles plus élevées. Ainsi, tous les faisceaux en descendant se réduisent, chacun à leur tour, à des formations secondaires, qui forment : soit les arcs reliant les faisceaux, soit les parties libéroligneuses secondaires placées entre les *tissus libéroligneux primaires de faisceaux sympodiques*.

Dans le principe de la dépendance foliaire des formations libéroligneuses, il faut aller plus loin qu'Hanstein et M. Lignier, car une partie des formations ligneuses secondaires, placées sur la face externe d'un faisceau ligneux foliaire, sont en rapport avec les traces de feuilles insérées

plus haut. Il doit en être de même pour une partie du liber secondaire.

Mais dans tout sympode, par suite de l'osmose qui se fait dans un sens latéral, les faisceaux foliaires unis perdent peu à peu leur individualité en s'éloignant de leur feuille.

Dans une tige âgée, plus les formations secondaires se rapprochent du cambium et de la base de la tige, plus elles se soudent intimement sans montrer une disposition en rapport avec celle des feuilles qu'elles desservent. Cette considération suffit aussi pour concilier la dépendance foliaire des formations secondaires avec les expériences de Duhamel et de Trécul [8].

L'influence de leur relation foliaire se fait d'autant moins sentir sur les formations secondaires qu'elles sont plus éloignées des feuilles. Dans la formation des tissus secondaires, l'influence de l'organe qu'ils desservent n'est qu'un facteur, agissant concurremment avec d'autres, tels que la symétrie de l'axe, conséquence de lois mécaniques, le besoin de tissus de soutien, et la vitalité propre des tissus. L'absence d'un seul de ces facteurs est insuffisante pour arrêter leur formation.

## RÉSUMÉ DES CONCLUSIONS

1° La plupart des tissus libériens et libéroligneux anormalement placés sont des trajets partiels de faisceaux normaux.

Les plantes ayant de telles anomalies forment une série où le trajet normal de ces faisceaux est de plus en plus court. Finalement le faisceau est entièrement anormal, c'est-à-dire qu'il est surnuméraire; le nombre des plantes ayant de tels faisceaux est assez restreint.

2° Dans la tige, les faisceaux venant des feuilles diminuent toujours de volume de haut en bas, qu'ils soient isolés ou qu'ils soient réunis en sympodes.

Le processus de leur différenciation, au moins sur une grande longueur, a une marche basipète.

3° Toutes, ou presque toutes, les formations libéroligneuses de la tige desservent ses organes appendiculaires.

4° On doit considérer les formations libéroligneuses de la tige, et une partie de celles de la racine principale, comme constituées par les faisceaux qui descendent des appendices foliacées de la tige (et des fleurs). La vitesse de croissance modifie ce processus théorique de différenciation, auquel les formations secondaires âgées échappent totalement.

# BIBLIOGRAPHIE

1. Grew, *The anatomy of plants*, 1682. Ref. De Candolle [21].
2. * Brongniard, *Recherches sur la structure et la fonction des feuilles*. Ann. Sc. nat. Bot., 1re s., t. XXI, 1830.
3. * Gaudichaud, *Organographie végétale*. Mémoire déposé en 1835 à l'Académie des Sciences de Paris et inséré dans les mémoires des savants étrangers. Paris, chez Fortin, Masson et Cie, ou Ann. Sc. nat., 2e s., t. XV, 1841, p. 252.
4. * De Mirbel, *Anatomie du Palmier*. Ann. Sc. nat. Bot., 2e s., t. XX, 1843.
5. * Gaudichaud, *Réponse à M. de Mirbel*. Ann. Sc. nat. Bot., 2e s., t. XX, 1843, p. 35.
6. * Lestiboudois, *Phyllotaxie anatomique*. Ann. Sc. nat. Bot., 3e s., t. X, 1848.
7. * Trécul, *Formation morphologique des feuilles*. Ann. Sc. nat. Bot., 3e s., t. XX, 1853.
8. * Trécul, *Accroissement des végétaux ligneux*. An. Sc. nat. Bot., 3e s., t. XIX, p. 65, 1853.
9. * Hanstein, *De la connexion qui existe entre la disposition des feuilles et la structure de la zone ligneuse des Dicotylédones*. Traduction abrégée sans indication bibliographique. Ann. Sc. nat. Bot., 4e s., t. VIII, 1857.
10. Nægeli, *Das Wachstum der Stamme und der Wurzel bei den Gefässpflanzen und die Anordung der Gefässtrang in Stengel*. Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. Leipzig, 1858. Quelques auteurs le citent par erreur comme publié en 1838.
11. * Trécul, *Campanulacées*. C. R. Acad. Sc. Paris, 27 novembre 1865, LXI, p. 929.
12. * Sanio, *Ueber endogen Gefässbündelbildung*. Bot. Zeitung, 1865.
13. * Trécul, *Laticifères des Campanulacées et Lobéliées*. Ann. Sc. nat. Bot., 5e s., t. V, 1866.
   * — *Structure anormale de quelques végétaux*. C. R. Acad. Sc., t. XLIII, p. 247, 1866, ou Ann. Sc. nat., 5e s., t. V, p. 292, 1866.
14. * Guillard, *Une lacune grave en anatomie végétale*. Bull. Soc. Bot. Fr., t. XVII, p. 81 et 46, 1870, et Ann. Sc. nat., 3e s., t. VIII, 1870.
15. * Van Tieghem, *Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires*. Ann. Sc. nat. Bot., 5e s., t. XI, 1871.
16. * Johannes Chatin, *De la feuille*. Thèse d'agrégation, Paris, 1874.

Le signe * signifie ouvrage lu.

17. * De Lanessan, *Observation sur la disposition des faisceaux fibro-vasculaires dans les feuilles.* C. R. Acad. Sc. Paris, t. LXXVIII, p. 891.

18. Vochting, *Der Bau und die Entwickelung des Stammes der Melastomaceen.* Hanstein Bot. Abhandl., t. III. Bonn, 1875.

19. * De Bary, *Vergleichende Anatomie der vegetations organe der Phanerogamen und Farne.* Leipzig, 1877.

20. * Dutailly, *Formation tardive d'éléments nouveaux.* Thèse doct. Sc. Bordeaux, 1879.

21. * Casimir de Candolle, *Anatomie comparée des feuilles chez quelques familles de Dicotylédones.* Mémoires de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève, t. XXVI, 1879.

22. * C. Eg. Bertrand, *La théorie du faisceau.* Arch. du Nord de la France, 1880.

23. * Gérard, *Recherches sur le passage de la tige à la racine.* Ann. Sc. nat., 6e s., t. XI, p. 357, 1881.

24. * Trécul, *Ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les organes aériens.* Ann. Sc. nat., 6e s., t. XII, 1881.

25. * Westermaier, *Beitr. zür vergleich Anat. d. Pflanzen.* Monatsber. der Berliner akad., p. 1064-1070, 1881.

26. Briosi, *Contribuzione all'anatomia delle foglie. Ancora sull' anat. delle foglie.* In Trans. della Roy. Academia dei Lincei, série 3 *a*, vol. VI, 1881.

27. * O. Petersen, *Ueber das Auftreten bicollateraler Gefässbündel*, in Engler's Jarhesbericht, Bd III, 1882, p. 369-375 u. Bot. Centralblatt, t. III, p. 389, 1882.

28. * J. E. Weiss, *Das markstandigen Gefässbündelsystem in seiner Beziehung zu den Blattspuren.* Bot. Centralb., t. XV, 1883.

29. * Gérard, *Structure de l'axe des Œnanthes.* B. Soc. bot. Fr., t. XXX, n° V, p. 299, 1883.

30. * Grignon, *Anatomie comparée des Lonicérées et Astéroïdées.* Thèse École de pharmacie de Paris, 1884.

31. * Koch, *Ueber den Verlauf und die Endigungen der Siebröhren in den Blättern.* Bot. Zeitung, 1884, p. 402-418. Leipzig.

32. * Vuillemin. *La tige des Composées.* Thèse doct. sc. Paris, 1884.

33. * C. Eg. Bertrand, *Loi des surfaces libres.* B. Soc. bot. Fr., p. 2, 1884.

34. * Morot, *Anatomie des Basellacées*, B. Soc. bot. Fr., t. XXXI, 1884.

35. Fischer, *Untersuch. über die Siebröhrensystem bei d. Cucurbitaceen.* Berlin, 1884.

36. * Courchet, *Ombellifères* (structures anormales). Ann. Sc. nat. Bot., 6e s., t. XVII, p. 107 à 129, 2 pl., 1884, et Thèse d'agrég. pharmacie. Paris, 1882.

37. * Herail, *Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des Dicotylédones.* Ann. Sc. nat. Bot., 7e s., t. II, p. 265, 1885.

38. * Morot, *Recherches sur le péricycle des Phanérogames.* Ann. Sc. nat., 6e s., t. XX, p. 217, 1885.

39. * Vesque, *Caractères de l'anatomie des feuilles des Gamopétales.* Ann. Sc. nat., 7e s., t. I, 1885.

40. * Van Tieghem et Douliot, *Sur la polystélie.* Ann. Sc. nat., 7e s., t. IV, 1886.

41. Plitt, *Blattstiel der Dicotyl.* Dissert. Marburg, 1886.

42. * O. Lignier, *Anatomie des Calycanthées, des Mélastomacées et des Myrtacées.* Thèse Sc. Paris, ou Arch. du N. de la France, 1887.

43. * Moebius, *Ueber das Vorkommen concentrischer Gefassbundel mit centrahlen Phlœm und peripherischen Xylem.* Beritche der Deutsch. Bot. Ges., V, 1887.

44. * Dumont, *Recherches sur l'anatomie comparée des Malvacées, Tiliées, Sterculiées.* Ann. Sc. nat. Bot., 7e s., t. VI, p. 129-246, 1887.

45. * C. Acqua, *Sulla distribuzione dei fasci fibro vascolari nel loro decorso del fusto alla foglia.* Ann. del Ist. bot. di Roma, anno III, fasc. I, Milano, p. 43 à 76 et 3 Tav. ou Malpighia, p. 267-282.

46. * L. Petit, *Le pétiole des Dicotylédones au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxinomie.* Thèse doct. Sc. Paris, 1887.

47. * O. Lignier, *De l'importa ce du système libéroligneux foliaire en anatomie végétale.* C. R. Acad. Sc., t. CVII, 1888.

48. * Hovelacque, *Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthées, Orobanchées, Utriculariées.* Thèse doct. sc. Paris, 800 pages, 700 fig., 1888.

49. * O. Lignier. *De l'influence que la symétrie de la tige exerce sur le parcours, la distribution et les contacts de ses faisceaux libéroligneux.* Bull. Soc. Linn. de Normandie, déc. 1888 et avr. 1889.

50. * O. Lignier, *De la forme du système libéroligneux foliaire chez les Phanérogames.* Bull. Soc. Lin. de Normandie, fév. 1889.

51. * L. Petit, *Nouvelles recherches sur le pétiole des Phanérogames.* Act. de la Soc. Lin. de Bordeaux, 1889, p. 11 à 50, 4 pl.

52. * Zahnatz et Seligmann, *Ueber anatomische Beziehungen der Campanulaceen und Lobeliaceen zu den Compositeen.* Bot. Centralb., XLII, 1890.

53. * Lamounette, *Recherches sur l'origine morphologique du liber interne.* Ann. Sc. nat. Bot., 7e s., t. XI, 1890, ou Thèse Sc. Paris.

54. * O. Lignier, *Anatomie des Lécythidacées.* B. Sc. de la France et de la Belgique, 1890.

55. * O. Kruch, *Fasci midoll. d. Cichoriacées.* Ann. del R. Instituto Bot. di Roma, 1890.

56. * Prunet, *Recherches anatomiques et physiologiques sur les nœuds et les entre-nœuds des Dicotylédones.* Thèse doct. Sc. Paris, 1891.

57. Jost, *Ueber Dickenwachsthum und Jahresringbildung.* Bot. Zeit., 1891.

58. Strasburger, *Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen.* Iena, 1891.

59. * D. H. Scott et G. Brebner, *On internal phloëm in the root and stem of Dicotyledones.* Ann. of Bot., t. V, 1891.

60. * Trécul, *Formation des feuilles d'Æsculus et de Pavia et ordre d'apparition de leurs premiers vaisseaux.* C. R. Acad. Sc. Paris, t. CXII, 1891 (1).

(1) Voy. aussi pour les recherches sur l'apparition des vaisseaux, par Trécul, *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CXI, CXIV, CXVI, 1890, 1892, 1893.

61. * Van Tieghem, *Sur les tubes criblés extralibériens et les vaisseaux extra-ligneux*. Journ. de Bot., t. V, 16 avril 1891, p. 122.
62. * Vuillemin, *Faisceaux criblés médullaires des Liguliflores*. Journ. de Bot. 1891 (lettre au sujet d'une réclamation de priorité).
63. * G. Briosi, *Interno alla anatomia delle foglie dell' Eucalyptus globulus Labil.*, 95 p., con 23 tav. Ann. d. Instituto Bot. d. R. Univ. di Pavia, 2 s., vol. II, 1891.
64. * Borzi, *G. fasci bicollaterali d. Crucifero*, in Malpighia, anno V, p. 316-331. Tav. 22 e 23.
65. * Delpino, *Theoria generala della filotassi*. Referate Clos. Mém. de l'Acad. de Toulouse, t. IV, 1892.
66. * L. Flot, *Recherches sur la zone périmédullaire de la tige*. Ann. Sc. nat. Bot., 7e s., t. XVIII, p. 37, 1893.
67. * Kruch, *Sulla struttura e lo sviluppo del fusto e delle foglie della Dahlia imperialis*. Ann. Inst. di Bot. di Roma, 1893, p. 58 à 74.
68. * Dangeard, *Le botaniste*, 1re et 4e séries, 1890-1895.
69. * Léger, *Recherches sur les Papavéracées et les Fumariacées*. Thèse Sc. Paris, et Mém. Soc. Lin. de Normandie, t. XVIII, 1895.
70. Lignier, *Explication de la fleur des Fumariacées d'après son anatomie*. C. R. Acad. Sc. Paris, 9 mars 1896.
71. * Léger, *Le tissu criblé*. Ann. Soc. Lin. de Normandie, t. XIX, 1897.
72. * Gwynne Vaughan, *On polystely in the Genus Primula*. Ann. of Botany, t. II, 1897.
73. * Grélot, *Sur le système libéroligneux floral des Gamopétales bicarpellées*. Ann. Sc. nat., 8e s., 1898.
74. * Perrot, *Anatomie comparée des Gentianées*. Thèse Sc. Paris et Ann. Sc. nat., 8e s., t. VII, 1899.
75. * Perrot, *Le tissu criblé*. Thèse d'agrégation de l'École de Pharmacie de Paris, 1899.
76. * Gidon, *L'appareil conducteur de la tige et de la feuille des Nyctaginées*. Thèse Sc. Caen et Mém. Soc. Lin. de Normandie, t. XX, 1900.
77. * Baranetzky, *Recherches sur les faisceaux bicollatéraux*. Ann. Sc. nat., 8e s., t. XII, 1900.
78. * H. Jodin, *Structure asymétrique du pétiole des feuilles composées privées de certaines folioles à l'état jeune*. Assoc. franç. pour l'avancement des sciences. Paris, 1900.
79. * G. Bonnier, *Sur la différenciation des tissus secondaires de la feuille et de la tige*. C. R. Acad. Sc. Paris, t. CXXXI, p. 1276, 1900, et Traité de Botanique, 1901, p. 416.
80. * L. Flot, *Sur l'origine commune des tissus dans la tige et dans la feuille des Phanérogames*. C. R. Acad. Sc. Paris, t. CXXXI, p. 1319, 1900.
81. * Bouygues. *Études sur le pétiole*. Actes Soc. Lin. de Bordeaux, t. LV, 1900 et 1901.
82. * Bouygues, *Sur l'origine et la différenciation des méristèmes vasculaires du pétiole*. C. R. Acad. Sc. Paris, 1902.
83. * Col, *Relation des faisceaux médullaires avec les faisceaux normaux*. J. de Bot., t. XVI, no 7, 1902.

84. * Bouygues, *Structure, origine et développement de certaines formes vasculaires anormales du pétiole des Dicotylédones.* Thèse Sc. Paris, 1902. Procès-verbaux de la Soc. Lin. de Bordeaux, juin 1902.
85. * Chauveaud, *Passage de la position alterne à la position superposée de l'appareil conducteur avec destruction des vaisseaux centripètes primitifs dans le cotylédon d'Oignon.* Bull. du Mus., 1902.
86. * Chauveaud, *La théorie des phytons chez les Gymnospermes.* C. R. Acad. Sc. Paris, nº 21, 1902, p. 910-912.
87. * Col, *Sur l'interprétation de la disposition des faisceaux dans le pétiole et la feuille des Dicotylédones.* C. R. Acad. Sc. Paris, 23 fév. 1903.
88. * Bouygues, *Existence et extension de la moelle dans le pétiole des Phanérogames.* C. R. Acad. Sc. Paris, 23 mars 1903.
89. * Van Tieghem, *Traité de Botanique*, 3e édit., 1898.
90. * Weiss, Flora, p. 321, *Inaugural Dissertation* (Parcours des faisceaux chez les Pipéritées), 1876.
* Debray, *Caractères anatomiques et parcours des faisceaux fibro-vasculaires des Pipéracées.* Paris, O. Doin, 107 p. et 16 pl., 1886.
91. A. Tison, *Sur le mode d'accroissement de la tige en face des faisceaux foliaires, après la chute des feuilles chez les Dicotylédones.* Mém. Soc. Lin. de Normandie, t. XXI, Caen, 1902.
92. Lestiboudois, *C. R. Acad. des Sc. de Paris*, t. LVI, p. 427, 1863.
93. * Solereder, *Systematische Anatomie der Dicotyledonen.* Stuttgart, 1899.

# TABLE ALPHABÉTIQUE



Le signe * signifie étudié dans ce travail.

# TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER



# TABLE DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER



3974-99 — Corbeil. Imprimerie Ed. Crété.

80e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE. T. XX. Nos 5 et 6.

# ANNALES

DES

# SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

# BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XX. — Nos 5 et 6.

(Ce cahier termine l'abonnement aux tomes XIX et XX).

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1904

Paris. 30 fr. — Départements et Étranger, 32 fr.
Ce cahier a été publié en janvier 1905.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

*Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles*

HUITIÈME SÉRIE

## BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX sont complets.

## ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XVIII sont complets.

*Prix de l'abonnement à 2 volumes :*

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs

## ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .......... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

### Prix des collections.

| | | |
|---|---|---|
| Première série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol. | | (*Rare*) |
| Deuxième série (1834-1843). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| Troisième série (1844-1853). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| Quatrième série (1854-1863). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| Cinquième série (1864-1874). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| Sixième série (1875 à 1884). | Chaque partie 20 vol. | 250 fr. |
| Septième série (1885 à 1894). | Chaque partie 20 vol. | 300 fr. |
| Géologie, 22 volumes. . . . | . . . . . . . . . . . | 330 fr. |

RECHERCHES ANATOMIQUES

SUR LES

# GALLES DE TIGES : ACROCÉCIDIES

**Par M. C. HOUARD.**

---

## INTRODUCTION

Les tiges des végétaux réagissent souvent à l'excitation des parasites animaux en présentant des déformations bien connues sous les noms de galles ou de zoocécidies.

Ces déformations peuvent être groupées en deux catégories d'après la façon dont se comportent les entre-nœuds de la tige au voisinage du parasite :

1° Si ces entre-nœuds ne sont pas arrêtés dans leur croissance en longueur, ils épaississent leur diamètre et constituent des renflements latéraux, en général fusiformes, que l'on désigne sous le nom de *galles latérales de tiges* ou de *pleurocécidies caulinaires* ;

2° Au contraire, si un arrêt se produit dans la croissance en longueur des entre-nœuds de l'extrémité de la tige, il en résulte une augmentation dans l'épaisseur de la région altérée et la production d'une agglomération de feuilles ou de rameaux courts ; on a affaire, dans ce cas, aux *galles terminales de tiges* ou *acrocécidies caulinaires*.

*
* *

Dans un précédent travail [03] (1), j'ai étudié, avec de nombreux détails, une trentaine de cécidies appartenant au

(1) Les chiffres entre crochets renvoient à l'Index bibliographique, p. 382.

groupe des pleurocécidies caulinaires et choisies parmi les plus intéressantes.

J'ai montré que toutes ces excroissances prennent naissance aux dépens des tissus des tiges et quelle était leur structure définitive au moment où elles avaient acquis leur entier développement.

A la fin de mon mémoire (chapitre VI, p. 399-412), j'ai insisté d'une façon spéciale sur les relations qui existent nécessairement entre la tige, la portion déformée qui constitue la galle latérale et le parasite. Je suis ainsi arrivé aux conclusions suivantes :

1° Les phénomènes d'*hypertrophie* et d'*hyperplasie* cellulaires peuvent s'expliquer par une action cécidogène engendrée uniformément autour du parasite et mise en évidence par le rayon d'activité cécidogénétique ;

2° La *forme* même de la section transversale médiane de la cécidie se déduit du cercle cécidogénétique et peut être envisagée, dans la plupart des cas, comme étant la courbe enveloppe de ces deux cercles ;

3° Les *tissus gallaires* dérivent des tissus normaux par hypertrophie et hyperplasie de leurs cellules ou bien proviennent du fonctionnement exagéré d'assises génératrices normales ;

4° La *nutrition* du parasite et des tissus gallaires dont il a provoqué l'apparition est assurée par les parties libériennes des faisceaux vasculaires hyperplasiés et, dans le cas de cécidies volumineuses, de petits faisceaux d'irrigation remplissent le même rôle ;

5° La *chute* de la galle se produit après le départ du parasite, la croissance normale de la tige se rétablit et des tissus cicatriciels se forment autour des blessures, des piqûres ou des chambres larvaires ;

6° L'*influence* de la galle sur la ramification de la tige est souvent considérable et de curieux phénomènes de courbure, de désorientation et de raccourcissement des

branches ou l'apparition de rameaux adventifs sont la conséquence de la présence des parasites.

*
* *

Le but de mes nouvelles recherches a été d'étudier les galles terminales des tiges, ou acrocécidies caulinaires, et de mettre en évidence des phénomènes analogues à ceux que je viens de rappeler pour les galles latérales.

Il est facile, du reste, de trouver des cécidies faisant la transition entre les galles latérales des tiges et les galles terminales. J'ai déjà dit l'année dernière [03, p. 384], à la fin du chapitre se rapportant aux cécidies médullaires, que le parasite interne peut parfois influencer l'anneau vasculaire au point de l'empêcher de se développer et de fonctionner. Ainsi, la nutrition de la partie de la tige située au-dessus de la galle étant arrêtée, les entre-nœuds restent courts et l'ensemble constitue une acrocécidie.

*
* *

Il existe peu de travaux sur les galles terminales des tiges, car jusqu'à présent les auteurs les ont surtout observées et classées d'après leur aspect extérieur, sans s'occuper de leur anatomie. Aussi les groupe-t-on le plus souvent sous les rubriques suivantes : galles en touffe, en tête, en rosette, en cône de pin, en ananas, etc., selon l'aspect plus ou moins serré des feuilles modifiées qui les composent. Et même à ce point de vue descriptif spécial, aucun travail d'ensemble n'a paru.

Quelques renseignements anatomiques succincts sont disséminés dans les « Beiträge » de G. Hieronymus [90], dans les « Krankheiten der Pflanzen » de Frank [96] ou dans les « Appunti di cecidiologia » de Baldrati [00]. C. Massalongo parlant des cécidies italiennes, dont il a

donné de si nombreuses descriptions, a de même signalé quelques particularités anatomiques.

Trois mémoires d'histologie pure se rapportant à des acrocécidies ont seuls paru dans ces dernières années: Daguillon [98 et 04] a décrit et figuré la structure des feuilles anormales composant la cécidie du *Thecodiplosis Giardiana* sur l'*Hypericum perforatum* et celle du *Perrisia veronicæ* sur le *Veronica Chamædrys* ; en 1899, j'ai étudié avec détails [99] l'anatomie de deux diptérocécidies formant de curieuses galles sur le Genévrier commun et le Genévrier Oxycèdre.

Enfin, se plaçant, à un tout autre point de vue, A. Weisse [02] a trouvé récemment, dans une dizaine de galles terminales en forme de bourgeon, que la disposition des feuilles parasitées restait normale et conforme à la loi phyllotaxique de Schwendener.

Les résultats contenus dans ces divers mémoires seront signalés avec plus de détails dans les différents chapitres de ce travail.

* * *

Les observations de grosse morphologie démontrent aisément que la forme de la cécidie est en relation étroite avec la position de l'animal cécidogène par rapport à la partie terminale de la tige.

Les parasites *externes* situés en plus ou moins grand nombre sur les feuilles terminales, qu'ils crispent et déforment, y attirent toute la sève et empêchent la nutrition des entre-nœuds supérieurs dont la croissance est ralentie. Aussi les feuilles sont-elles groupées en amas peu serrés. Au contraire, si les parasites sont logés aux environs

du bourgeon terminal, la croissance des entre-nœuds est complètement arrêtée et le bouquet des feuilles supérieures est fort compact : il constitue dans ce cas une cécidie en forme de gros bourgeon, d'artichaut ou de rosette, pouvant même acquérir l'aspect d'une pomme de pin ou d'un ananas si l'action cécidogène est assez intense pour hypertrophier fortement la base des feuilles.

Enfin, les cécidies engendrées par un parasite *interne* situé dans l'axe de la partie terminale de la tige ont des entre-nœuds très courts : les feuilles agglomérées forment encore une galle serrée.

J'ai donc tout naturellement été conduit, dans cette étude générale des acrocécidies caulinaires, à envisager les cas dans lesquels les parasites sont externes ou internes et les cas où les entre-nœuds sont peu raccourcis ou au contraire à peine développés.

Mon travail se divise, par suite, de la façon suivante :

Chapitre I. — *Cécidies caulinaires terminales produites par un parasite externe : les entre-nœuds sont peu raccourcis.*

Chapitre II. — *Cécidies caulinaires terminales produites par un parasite externe : les entre-nœuds sont très raccourcis.*

Chapitre III. — *Cécidies caulinaires terminales produites par un parasite interne.*

Conclusions. — *Résumé général des relations qui existent entre les tiges, les acrocécidies caulinaires et les parasites.*

*
* *

Je n'ai rien de particulier à dire sur la technique employée, sinon que l'usage de l'hydrate de chloral, mélangé à un peu de vert d'iode, m'a été fort utile pour examiner les feuilles

normales ou parasitées. Plongés dans ce liquide, les limbes devenaient parfaitement transparents au bout de quelques jours et leurs nervures se détachaient en vert.

*
* *

Comme dans mon précédent travail, je n'ai étudié ici qu'un nombre restreint de cécidies, environ une quinzaine, produites par des parasites appartenant aux groupes les plus variés d'insectes ; j'ai cru pouvoir en déduire cependant quelques conclusions assez générales. En publiant ce travail, qui complète ainsi l'étude d'ensemble des galles de tiges que j'avais entreprise, ma seule ambition est de montrer combien de faits intéressants peuvent présenter les curieuses associations qui s'établissent entre les plantes et les animaux.

*
* *

En terminant cette Introduction, je veux remercier mon cher Maître, M. Gaston Bonnier, sous la savante direction duquel ce travail a été fait, ainsi que M. le Professeur Van Tieghem pour sa bienveillante hospitalité dans les *Annales des Sciences naturelles*. MM. Lemée et C. Zimmermann ont droit aussi à toute ma reconnaissance pour leurs envois d'échantillons cécidologiques.

Laboratoire de Botanique de l'Université de Paris,
le 15 juillet 1904.

## CHAPITRE PREMIER

### Cécidies caulinaires terminales produites par un parasite externe ; les entre-nœuds sont peu raccourcis.

Les acrocécidies étudiées dans ce chapitre ont un aspect touffu bien caractéristique, provenant de ce que les parasites attaquent et déforment les feuilles de l'extrémité de la tige : ces dernières se crispent, leurs pétioles se contournent et elles s'agglomèrent en gros amas par suite du raccourcissement des entre-nœuds terminaux.

Nombreuses sont les déformations ayant la même origine. Elles sont presque toutes l'œuvre de Pucerons, parmi lesquels on peut citer les *Aphis persicæ*, *urticæ*, *viburni*, *sorbi*, le *Pemphigus nidificus*, qui produisent les touffes bien connues sur les Pêchers, les Orties, les Viornes, les Sorbiers et les Frênes.

Aucun travail anatomique un peu complet n'a encore été publié concernant de telles acrocécidies. Incidemment, Molliard [97] a décrit la structure histologique des cellules épidermiques hyperplasiées qui se trouvent en contact immédiat avec les parasites dans l'Eriophyidocécidie foliaire du *Geranium sanguineum*.

J'ai choisi en premier lieu comme sujet d'étude la jolie déformation de l'extrémité des pousses du *Geranium sanguineum* produite par l'*Eriophyes geranii*; les galles en touffes si communes sur tous les Groseilliers des jardins ont été examinées ensuite; enfin, j'ai cherché à me rendre compte de la structure d'une curieuse hémiptérocécidie qui altère les jeunes rameaux de l'*Abies nobilis*.

### Geranium sanguineum L.

Cécidie produite par l'*Eriophyes geranii* Can.

Plusieurs espèces de *Geranium* sont déformées par un Acarien, l'*Eriophyes geranii*; j'ai étudié spécialement la belle acrocécidie du *Geranium sanguineum*, assez abondante dans la forêt de Fontainebleau où je la rencontrai le 2 août 1902.

*Modifications relatives à la morphologie externe.* — Le port de la plante est complètement altéré par la présence de nombreux acariens à la face inférieure des feuilles des nœuds supérieurs. Les feuilles normales à long pétiole et à limbe régulièrement divisé se transforment en un amas de petits cylindres verdâtres plus ou moins tordus.

Ces modifications sont faciles à observer sur l'échantillon que j'ai dessiné ci-contre (fig. 1, E): les six feuilles du rameau de droite furent presque toutes attaquées par les parasites et transformées en cécidies teintées de vert, tandis que les six feuilles du rameau de gauche étaient restées parfaitement intactes.

La présence des parasites sur les feuilles du *Geranium* a une forte répercussion sur la longueur et l'épaisseur des entre-nœuds supérieurs du rameau attaqué. Le premier entre-nœud est considérablement raccourci (9 millim. au lieu de 31), très épaissi, couvert de poils courts et abondants. Il en est de même pour le deuxième entre-nœud qui possède seulement 36 millimètres de longueur (au lieu de 40 millimètres), mais dont l'épaisseur est un peu plus grande.

Le raccourcissement des entre-nœuds terminaux sous l'influence de parasites externes agissant à distance est donc très net et la déformation des pousses du *Geranium sanguineum* offre bien tous les caractères d'une acrocécidie.

L'étude comparative de la taille et de la forme des feuilles, parasitées ou non, insérées sur les nœuds terminaux de la plante, est très intéressante ; elle est représentée par les figures 2 à 7.

Une feuille du troisième nœud modifié ($F_{3A}$, fig. 7) n'a

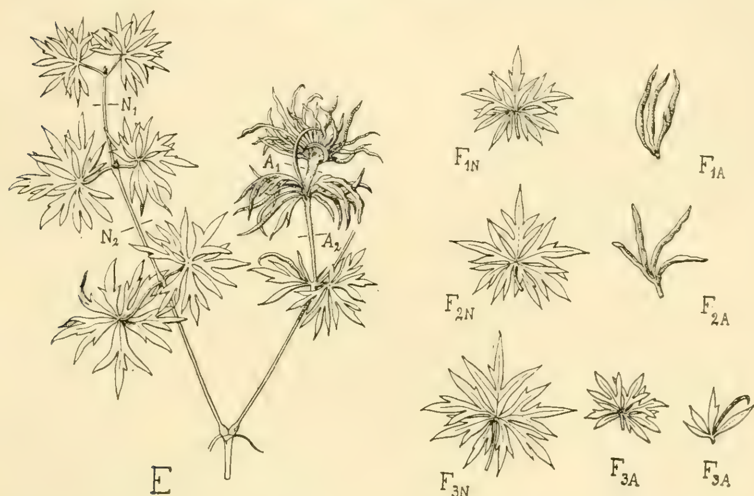



Fig. 1 (E). — Aspect d'une pousse de *Geranium sanguineum* dont le rameau de gauche a conservé des entre-nœuds normaux et dont le rameau de droite a ses entre-nœuds et ses feuilles fortement parasités (gr. 0,5).

Fig. 2, 3 ($F_{1N}$, $F_{1A}$). — Feuilles normale et anormale insérées au premier nœud (gr. 0,5).

Fig. 4, 5 ($F_{2N}$, $F_{2A}$). — De même, pour le second nœud (gr. 0,5).

Fig. 6, 7 ($F_{3N}$, $F_{3A}$). — De même, pour le troisième nœud (gr. 0,5).

d'altérées qu'un petit nombre de découpures de son limbe, parfois même aucune ; et dans ce dernier cas cependant la taille du limbe parasité est loin d'atteindre celle de la feuille normale. Le pétiole reste trois fois plus court, en général ; il peut manquer presque en entier si les lobes du limbe sont fortement attaqués.

Les choses ne se passent plus de même au nœud suivant car la feuille attaquée atteint la taille de la feuille normale ; elle garde cependant un pétiole plus court (comparer les

figures 4 et 5, $F_{2N}$ et $F_{2A}$). Les divisions de son limbe sont parasitées et enroulées en longs cylindres sinueux.

L'action parasitaire est encore plus accentuée pour les feuilles du premier nœud ($F_{1N}$ et $F_{1A}$, fig. 2 et 3) dont tous les lobes sans exception se déforment, s'enroulent en cylindres et deviennent plus longs que les lobes normaux.

Tel est l'ensemble des modifications extérieures, présentées par les entre-nœuds et les feuilles, résultant de l'action à distance des parasites. Examinons maintenant les altérations histologiques qui accompagnent ces changements de forme.

*Modifications produites dans la structure anatomique.* — Comparons les structures des entre-nœuds sains et parasités ainsi que celles des feuilles normales et anormales.

*Entre-nœud supérieur.* — Comme je l'ai dit plus haut, le premier entre-nœud anormal avait dans l'échantillon choisi 9 millimètres de longueur au lieu de 31 ; cet énorme raccourcissement se traduit par une forte augmentation de l'épaisseur normale (1,87 millim. au lieu de 0,81 millim.).

Une section transversale pratiquée au milieu de l'organe attaqué, comparée à une section de tige normale, est caractérisée par la disposition irrégulière des faisceaux libéro-ligneux ($A_1$, fig. 9), par l'accroissement de leur nombre et par le grand développement que prennent la moelle *m* et l'écorce *ec*.

L'écorce normale est relativement peu épaisse par rapport au diamètre de la tige dont elle n'atteint que la dixième partie ; dans la tige parasitée, au contraire, elle égale environ le cinquième du diamètre (250 μ contre 66 μ).

L'épiderme et le collenchyme normaux (*ep*, *co*, en $N_1$, fig. 12) sont réguliers, à parois cellulosiques épaissies ; l'endoderme *end* fait suite à deux ou trois rangées de cel-

lules arrondies *ec*, peu serrées les unes contre les autres, et possède des cellules régulières, ellipsoïdales, allongées dans le sens tangentiel.

Tous ces tissus se modifient dans l'écorce anormale : les cellules épidermiques (*ep*, en $A_1$, fig. 13) restent beaucoup plus petites, presque isodiamétriques et s'appliquent étroitement les unes contre les autres. En contact avec elles, les cellules du collenchyme *co* prennent à peu près le même

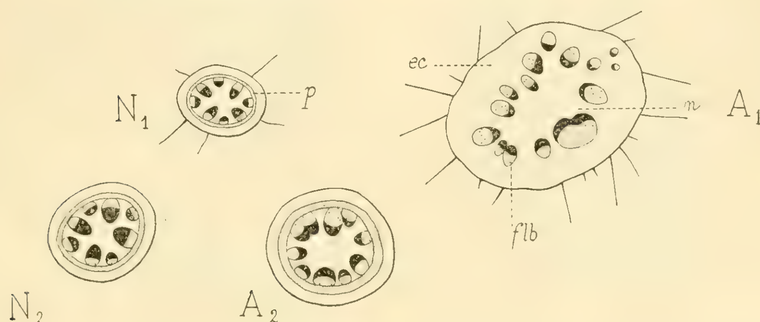



Fig. 8, 9 ($N_1$, $A_1$). — Schémas représentant les coupes transversales pratiquées au milieu des entre-nœuds supérieurs normal et hypertrophié de la tige du *Geranium sanguineum* (gr. 15).

Fig. 10, 11 ($N_2$, $A_2$). — Schémas correspondants pour les entre-nœuds situés au-dessous des précédents (gr. 15).

*flb*, faisceaux vasculaires ; *m*, moelle ; *p*, péricycle ; *ec*, écorce.

aspect et les mêmes dimensions : elles sont serrées, nettement polyédriques et à parois minces sur toutes leurs faces ; aussi forment-elles plusieurs assises qui compriment les cellules de l'écorce *ec* accrues en nombre également et à parois minces très sinueuses. Les cellules endodermiques ne se distinguent plus des cellules corticales ; il en est de même des cellules du péricycle *p* dont les épaississements lignifiés disparaissent et dont les parois minces délimitent des cavités irrégulières. La limite de l'écorce et du cylindre central est ainsi peu nettement indiquée.

Les faisceaux libéro-ligneux anormaux ont des dimensions très variables et leur taille atteint au moins le double

de la taille des faisceaux normaux. Leur nombre est supérieur aussi et leur orientation ne reste pas exactement radiale. Entourés chacun, à l'état normal, d'un endoderme

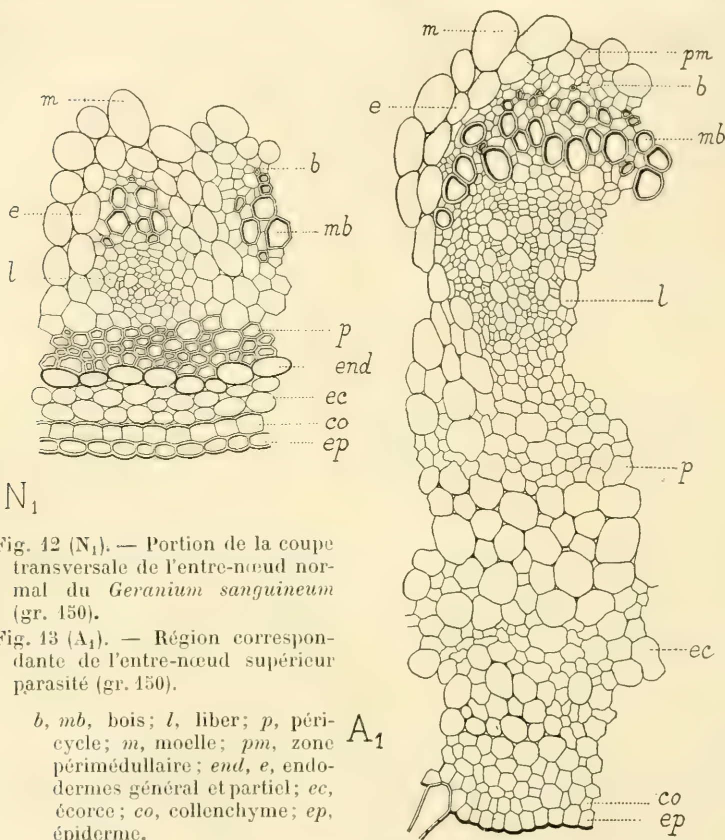



Fig. 12 ($N_1$). — Portion de la coupe transversale de l'entre-nœud normal du *Geranium sanguineum* (gr. 150).

Fig. 13 ($A_1$). — Région correspondante de l'entre-nœud supérieur parasité (gr. 150).

*b*, *mb*, bois; *l*, liber; *p*, péricycle; *m*, moelle; *pm*, zone périmédullaire; *end*, *e*, endodermes général et partiel; *ec*, écorce; *co*, collenchyme; *ep*, épiderme.

partiel *e* (en $N_1$, fig. 12), ils se montrent encore dans la galle enfermés par un endoderme spécial bien reconnaissable à ses grandes cellules (*e*, en $A_1$, fig. 13).

Les dimensions énormes acquises par les faisceaux libéroligneux sont dues à la multiplication et à la dissociation des cellules du métaxylème *mb*, dont la taille est un peu plus grande que celle des cellules normales, ainsi qu'à l'hypertrophie des éléments du liber *l*. Il faut tenir compte aussi de l'apparition précoce des formations secondaires.

*Deuxième entre-nœud.* — Le diamètre du second entre-nœud anormal est d'un dixième environ supérieur au diamètre de l'entre-nœud sain (comparer les dessins $N_2$ et $A_2$, fig. 10 et 11). Les principales modifications qui en résultent sont les suivantes : écorce un peu plus épaisse à éléments nombreux et peu serrés, avec cellules de l'épiderme et du collenchyme petites et isodiamétriques ; cellules endodermiques beaucoup moins nettes.

Le cylindre central débute par un fort anneau de fibres péricycliques, plus abondantes que dans la tige normale.

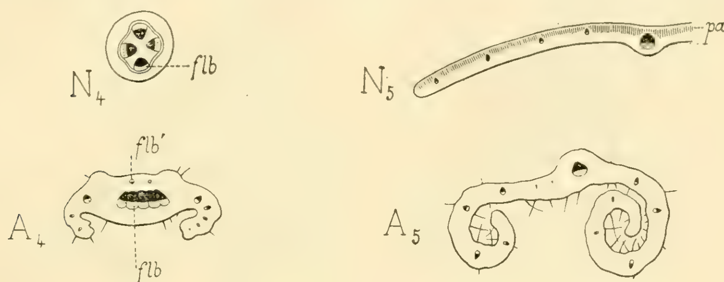



Fig. 14, 15 ($N_4$, $A_4$). — Coupes transversales schématiques pratiquées au milieu du pétiole normal d'une feuille de *Geranium* insérée au second nœud et du pétiole correspondant parasité (gr. 15).

Fig. 16, 17 ($N_5$, $A_5$). — Coupes semblables pour les limbes (gr. 15).

*flb*, faisceau libéro-ligneux ; *flb'*, faisceau appartenant à la région supérieure du cercle vasculaire ; *pa*, tissu palissadique.

Les faisceaux libéro-ligneux sont larges, espacés de façon assez régulière, parfois accolés deux à deux ; les vaisseaux du bois sont petits, mais nombreux, et les formations secondaires bien développées.

*Pétiole anormal.* — J'ai indiqué plus haut que les feuilles attaquées ont un pétiole court et épais lorsque l'action du parasite est intense et que les divisions du limbe sont très enroulées.

L'étude du pétiole de la feuille du deuxième nœud est particulièrement intéressante et il est facile de se rendre compte de la grande altération qu'il subit en comparant les

figures 14 et 15 ; ces dessins représentent les coupes transversales pratiquées au milieu d'un pétiole sain ($N_4$) et d'un pétiole parasité ($A_4$).

Le pétiole normal ($N_4$, fig. 18) est à peu près cylindrique et comprend une écorce épaisse, régulière *ec*, un péricycle peu développé *p* et, en dedans, quatre gros faisceaux libéro-ligneux *b*, *l* ayant à peu près la même taille. — Le pétiole anormal ($A_4$, fig. 15) se présente moins épais, mais beaucoup plus large, et muni de chaque côté d'une petite aile qui accentue en lui le plan de symétrie ; chaque aile est recourbée vers le bas et garnie de poils abondants.

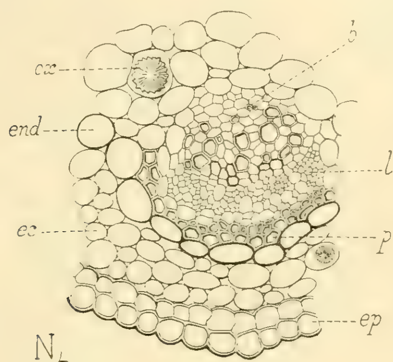
La structure histologique du pétiole anormal n'est pas moins intéressante que l'aspect extérieur, car on n'y retrouve plus la disposition si caractéristique de la figure 14. Le système vasculaire comporte maintenant une grosse masse libéro-ligneuse *flb* (en $A_4$, fig. 15) située dans le plan médian du pétiole et composée de cinq faisceaux qui se séparent rapidement dans le limbe (ce que l'on constate en observant une coupe parallèle pratiquée un peu plus près du limbe).

Au-dessus de cette masse vasculaire se trouvent de petits faisceaux libéro-ligneux isolés (tels que *flb'*, en $A_4$, fig. 15 et fig. 19) dont le bois est situé vers la face inférieure : ces petits faisceaux proviennent, comme ceux des ailes, de la dissociation des faisceaux qui n'ont pas servi à constituer le gros amas ligneux médian.

L'aplatissement si marqué du cylindre central est caractérisé par l'absence totale de lignification dans le péricycle *p* (en $A_4$, fig. 19), dont les cellules sont à parois sinueuses, et aussi par la non-différenciation des cellules endodermiques, si nettes et si facilement visibles dans le pétiole sain. Les éléments du métaxylème *mb* sont nombreux, plus petits (10 à 12 au lieu de 15 à 17) et non orientés radialement ; le liber *l* est bien développé.

La présence de ces faisceaux libéro-ligneux de tailles si

différentes entraîne de légères variations dans les cellules épidermiques des deux faces du pétiole. Celles de la face supérieure *eps* sont sinueuses, très irrégulières, serrées les unes contre les autres et peu épaissies. Au contraire, sur la face opposée *epi*, les cellules de l'épiderme portent de nombreux poils et se rapprochent beaucoup des élé-



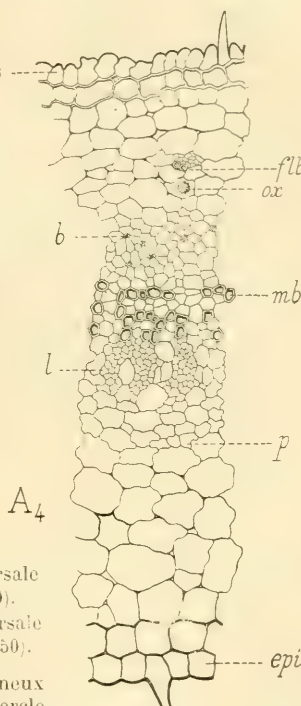




Fig. 18 ($N_4$). — Portion de la coupe transversale normale représentée par la figure 14 (gr. 150).

Fig. 19 ($A_4$). — Portion de la coupe transversale anormale représentée par la figure 15 (gr. 150).

*b*, *mb*, bois ; *l*, liber ; *flb'*, faisceau libéro-ligneux appartenant à la région supérieure du cercle vasculaire ; *p*, péricycle ; *end*, endoderme ; *ec*, écorce ; *eps*, *epi*, *ep*, épidermes : *ox*, macle d'oxalate de calcium.

ments normaux par leurs parois épaisses ; leur membrane externe est cependant moins bombée.

Les mâcles d'oxalate de calcium *ox*, nombreuses dans les deux cas, sont plus petites dans le pétiole normal.

*Limbe anormal.* — Si la morphologie externe du limbe est profondément altérée par la présence de l'*Eriophyes geranii*, la structure anatomique n'est pas moins modifiée. Les deux bords du limbe parasité s'enroulent sur la face inférieure ($A_5$, fig. 17) et se couvrent de nombreux poils.

Le limbe normal présente une épaisseur à peu près uniforme ; il comprend d'abondantes cellules en palissade *pa* (en $N_5$, fig. 16), une grosse nervure médiane et des nervures latérales sensiblement toutes de même taille.

L'épaisseur du limbe déformé est variable ($A_5$, fig. 17) et dépasse à peine les dimensions ordinaires ; le tissu palis-

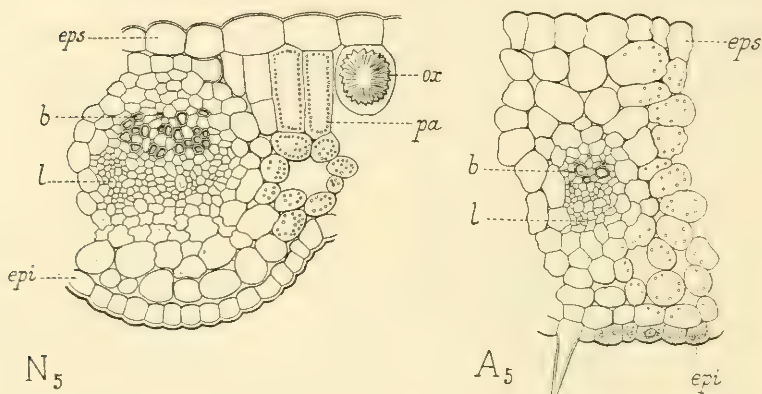



Fig. 20, 21 ($N_5$, $A_5$). — Régions médianes des feuilles normale et anormale du *Geranium sanguineum*, représentées par les figures 16 et 17 (gr. 150).

*b*, *l*, bois et liber du faisceau vasculaire ; *pa*, tissu palissadique ; *eps*, *epi*, épidermes ; *ox*, oxalate de calcium.

sadique manque ; les faisceaux libéro-ligneux sont non seulement très inégaux, mais encore espacés de façon irrégulière.

On peut saisir facilement toutes ces différences, sur lesquelles je n'insisterai pas, en comparant les figures d'ensemble 16 et 17 et en examinant aussi les dessins représentés par les figures 20 et 21. La dernière figure surtout montre nettement l'absence de différenciation dans les tissus du limbe et la répartition à peu près uniforme de la chlorophylle. Elle permet en outre de voir que l'épiderme supérieur *eps* est composé de cellules irrégulières, à parois minces, tandis que celui de l'autre face, directement en contact avec les parasites, possède des cellules riches en proto-

plasma granuleux et souvent cloisonnées en petits massifs cellulaires.

*En résumé*, sous l'influence de l'*Eriophyes geranii*, l'extrémité de la tige du *Geranium sanguineum* subit les modifications suivantes :

1° *Les parasites externes engendrent une action cécidogène qui déforme les feuilles terminales et arrête la croissance des entre-nœuds supérieurs ; ceux-ci s'épaississent (écorce et moelle plus développées, endoderme et péricycle non différenciés, faisceaux libéro-ligneux plus nombreux, mais irréguliers et désorientés) ;*

2° *Les pétioles des feuilles restent courts et s'élargissent : leur plan de symétrie est accentué, les dimensions et le nombre des faisceaux vasculaires augmentent ;*

3° *L'influence parasitaire se traduit dans les feuilles par un arrêt dans la différenciation des tissus palissadique et lacuneux ; seul l'épiderme inférieur, en contact avec les parasites, se transforme en couche nourricière et hyperplasie la plupart de ses cellules.*

## **Ribes rubrum** L.

Cécidie produite par l'*Aphis grossulariæ* Kalt.

Les Groseilliers des jardins présentent presque tous, au printemps, à l'extrémité de leurs tiges, des amas de feuilles crispées et déformées ; de nombreux pucerons y vivent à la face inférieure des limbes dans de petites fossettes. Ces galles étaient particulièrement abondantes, en juin 1903, sur les *Ribes rubrum* du jardin du laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau.

*Structure des entre-nœuds anormaux.* — L'action cécidogène développée par les nombreux parasites des feuilles est si intense qu'elle déforme complètement le jeune rameau,

comme je l'ai représenté dans la figure 23 (F). Les deux derniers entre-nœuds mesurent 6 et 8 millimètres de longueur au lieu de 10 et 16 millimètres qu'ils atteignent d'ordinaire (E, fig. 22).

*Entre-nœud supérieur.* — Le premier entre-nœud raccourci est un peu épaissi (comparer $N_1$ et $A_1$, fig. 24 et 25). Le tissu médullaire (*m*, fig. 25) très développé comprend un paren-

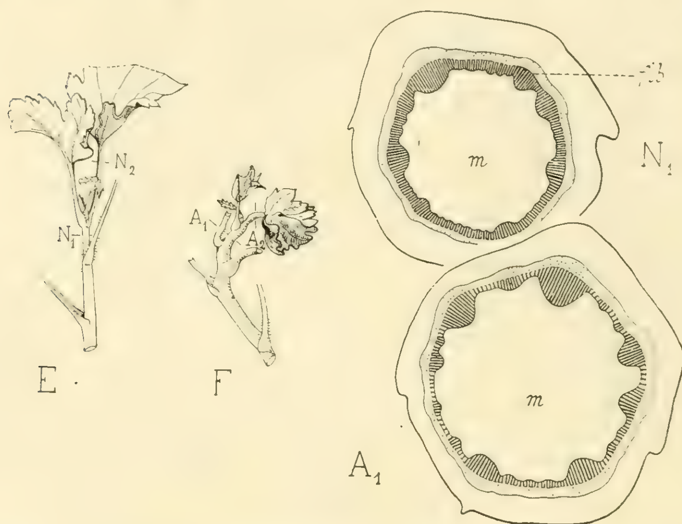



Fig. 22 (E). — Aspect de l'extrémité d'une jeune pousse de *Ribes rubrum* (gr. 0,5).

Fig. 23 (F). — Aspect de l'extrémité d'une jeune pousse déformée par les Pucerons; afin de montrer le raccourcissement et l'épaississement des entre-nœuds, les limbes de plusieurs feuilles infestées n'ont pas été dessinés (gr. 0,5).

Fig. 24, 25 ($N_1$, $A_1$), — Coupes transversales schématiques pratiquées au milieu de l'entre-nœud supérieur normal et au milieu de l'entre-nœud correspondant parasité (gr. 15).

*flb*, anneau vasculaire ; *m*, moelle.

chyme homogène, serré, dont presque tous les éléments ont acquis la même taille ; la moelle normale présente au contraire de grandes cellules tannifères autour desquelles les autres rayonnent.

L'augmentation en épaisseur de la tige n'a pas lieu sans entraîner d'importantes modifications dans le reste du

cylindre central : les faisceaux libéro-ligneux anormaux sont devenus très gros quoique leurs assises génératrices internes aient peu fonctionné ; leur taille anormale est due surtout au grand développement des rayons médullaires *rm'* (fig. 27) ; ces derniers peuvent comporter jusqu'à trois rangées de cellules qui écartent les files irrégulières de vaisseaux *b* ;

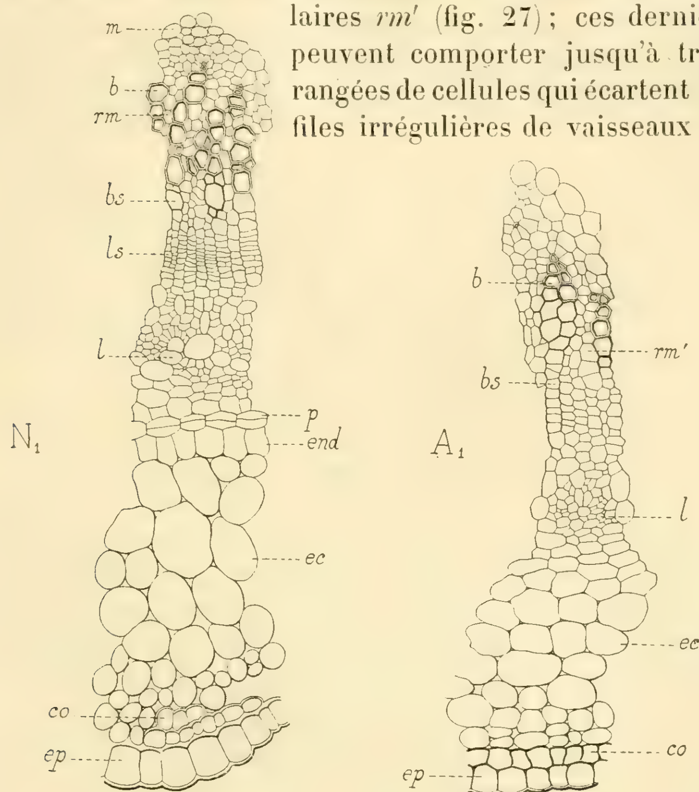



Fig. 26 ($N_1$). — Partie de la coupe transversale de l'entre-nœud supérieur normal de la tige de *Ribes* (gr. 150).

Fig. 27 ($A_1$). — Région correspondante de l'entre-nœud anormal (gr. 150).

*b, bs*, bois ; *l, ls*, liber ; *rm, rm'*, rayons médullaires ; *m*, moelle ; *p*, péricycle ; *end*, endoderme ; *ec*, écorce ; *co*, collenchyme ; *ep*, épiderme.

de plus, les gros faisceaux ne sont plus réunis entre eux par des tissus secondaires.

Dans une tige normale, le péricycle *p* (fig. 26) est formé de cellules serrées les unes contre les autres et présentant de bonne heure une cloison transversale de périderme ;

l'endoderme *end* qui lui fait suite est régulier et muni de cadres épaissis ; les cellules corticales *ec* sont grandes, arrondies et isodiamétriques.

L'écorce anormale *ec* (en $A_1$, fig. 27) est moitié moins épaisse ; ses cellules irrégulières sont serrées et allongées tangentiellement ; l'endoderme est très difficile à reconnaître et le péricycle n'offre aucune différenciation secondaire.

C'est dans les cellules de l'épiderme et du collenchyme

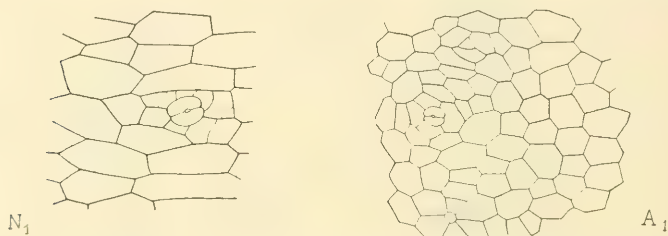



Fig. 28 ($N_1$). — Épiderme normal de la tige de *Ribes*, vu de face (gr. 150).
Fig. 29 ($A_1$). — Épiderme anormal de la tige parasitée, vu de face (gr. 150).

que l'influence parasitaire se fait sentir avec le plus d'intensité. Les cellules collenchymateuses anormales *co* sont serrées les unes contre les autres et à parois peu épaisses, mais leur taille reste sensiblement égale à celle des éléments normaux ; quant aux cellules épidermiques *ep*, elles sont plus petites et moins épaissies ; vues de face ($A_1$, fig. 29), elles se montrent presque isodiamétriques, régulièrement polygonales (24 $\mu$ de diamètre) et non allongées comme les cellules normales (80 $\mu$) ; les stomates sont disséminés sans ordre, parfois incomplètement formés, parfois composés de cellules de petite taille.

*Deuxième entre-nœud.* — L'action à distance des parasites se fait encore sentir avec une assez grande intensité sur le deuxième entre-nœud de la tige dont la longueur atteint 8 millimètres (au lieu de 16) et dont l'épaisseur mesure 3 millimètres, au lieu de 2,7. Cette augmentation de l'épaisseur est caractérisée, comme pour le premier entre-

nœud, par le grand développement de la région médullaire et par l'espacement des faisceaux libéro-ligneux qui sont réunis entre eux par de minces formations secondaires. De plus, l'altération de l'anneau libéro-ligneux est accentuée par ce fait que, dans les gros faisceaux, les files de vaisseaux sont souvent disloquées, disposées obliquement et séparées les unes des autres par de larges rayons médullaires.

Comme précédemment aussi le péricycle ne présente pas de formations secondaires péridermiques, l'endoderme est peu différencié, les cellules corticales s'aplatissent et se munissent de nombreuses cloisons radiales ; les cellules du collenchyme restent petites et épaisses ; celles de l'épiderme sont également réduites, beaucoup moins allongées et munies de stomates inférieurs en taille aux stomates normaux.

*Troisième entre-nœud.* — Bien qu'un peu raccourci, ce troisième entre-nœud présente un diamètre normal par suite des nombreux cloisonnements irréguliers qui se produisent dans la moelle. L'anneau libéro-ligneux y est à peu près continu grâce au fonctionnement de l'assise génératrice interne entre les gros faisceaux ; les files ligneuses de ceux-ci sont séparées par de nombreuses cellules.

*Structure du pétiole anormal.* — Le dessin d'ensemble F (fig. 23) montre combien grande est l'influence des parasites sur le pétiole : celui-ci peut, en effet, se trouver réduit de 30 à 40 millimètres à 10 ou 15 millimètres de longueur et subir le plus souvent un épaississement suivi de torsion.

Des coupes transversales pratiquées à des distances à peu près égales au travers d'un pétiole sain et d'un pétiole anormal ayant le même âge, montrent de grandes différences anatomiques en rapport avec la morphologie externe.

Le pétiole normal ($N_2$, fig. 30) offre en coupe l'aspect d'un cercle aplati surmonté de deux ailes latérales assez déve-

loppées ; à l'intérieur, trois gros arcs libéro-ligneux, bordé chacun d'un péricycle et d'un endoderme très nets, sont disposés symétriquement par rapport au plan médian du pétiole ; enfin, entre les extrémités supérieures des deux arcs vasculaires latéraux se trouve souvent un petit faisceau libéro-ligneux et un petit faisceau libérien, adossés tous deux à un péricycle et à un endoderme moins distincts.

L'aspect général est bien différent dans le pétiole anormal dont la figure 31 ($A_2$) représente l'ensemble ; le contour est presque arrondi et les deux ailes latérales ne se signalent

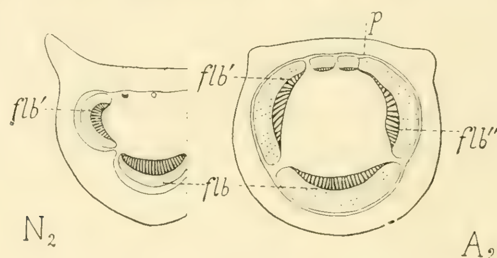



Fig. 30, 31 ($N_2$,$A_2$). — Coupes transversales schématiques pratiquées dans la région moyenne d'un pétiole normal et d'un pétiole parasité de *Ribes rubrum* (gr. 15).

*flb*, faisceau vasculaire médian ; *flb'*, *flb''*, faisceaux latéraux; *p*, péricycle.

que par de légers bourrelets. Les trois gros arcs libéro-ligneux *flb*, *flb'*, *flb''* se sont beaucoup hypertrophiés et rapprochés ; de plus, les deux petits faisceaux accessoires, dont nous avons constaté la présence plus haut, se développent : réunis aux précédents, ils ferment complètement le grand arc vasculaire. La symétrie du pétiole par rapport à un plan a ainsi tendance à se transformer en une symétrie radiale ; pourtant la taille minime des petis faisceaux de la région supérieure par rapport aux trois grands arcs inférieurs rend encore visible la symétrie bilatérale.

Il est intéressant aussi de remarquer combien cette disposition anormale fait ressortir l'endoderme et le péricycle qui forment un cercle continu d'éléments bien différenciés, allongés tangentiellement. L'étirement des deux grands arcs

libéro-ligneux latéraux vers la face supérieure du pétiole se traduit par une profonde altération des files vasculaires : celles-ci se montrent plus longues, quelquefois légèrement courbées, et constituées par des éléments spiralés, puis par des vaisseaux réticulés disposés en amas.

L'écorce anormale est formée de cellules allongées dans une direction tangentielle et munies de nombreuses cloisons radiales ; les cellules du collenchyme ont des parois très épaisses.

*En résumé*, sous l'influence de l'*Aphis grossulariæ*, l'extrémité des tiges du *Ribes rubrum* présente les modifications suivantes :

1° *Les parasites externes engendrent une action cécidogène qui déforme les feuilles terminales, empêche l'allongement des entre-nœuds supérieurs et en arrête la différenciation (moelle homogène, files ligneuses espacées, formations secondaires peu développées entre les faisceaux, endoderme et péricycle non différenciés, périderme tardif)* ;

2° *Les pétioles des feuilles agglomérées sont raccourcis, contournés et épaissis ; leurs arcs libéro-ligneux forment un cercle continu et le plan de symétrie du pétiole s'en trouve atténué.*

## **Ribes aureum** Pursh.

Cécidie produite par l'*Aphis grossulariæ* Kalt.

Le Groseillier doré est également attaqué par l'*Aphis grossulariæ* et les déformations qu'il subit sont, au début, identiques à celles du *Ribes rubrum*.

Au mois de juillet, il arrive souvent que les rameaux parasités continuent à croître et présentent alors une curieuse torsion, suivie d'un raccourcissement des entre-nœuds, au niveau où l'attaque avait eu lieu le mois précédent. C'est un tel rameau déformé que j'ai représenté dans

la figure 22 (R) : l'échantillon, cueilli dans le jardin botanique du Laboratoire de Fontainebleau, présentait, à 10 centimètres environ au-dessous de son extrémité, une touffe de feuilles crispées ; les pétioles courbés et tordus n'avaient que 15 à 30 millimètres environ, au lieu de




Fig. 32 (R). — Aspect d'une partie d'un rameau de *Ribes aureum*, attaqué un certain laps de temps par des Pucerons, puis ayant continué à croître (gr. 0,5).

Fig. 33 (S). — Schéma complet du même rameau : les petits chiffres indiquent en millimètres la longueur des entre-nœuds.

Fig. 34, 35 (N, A). — Coupes transversales schématiques d'un pétiole normal et d'un pétiole parasité (gr. 15).

*b, l,* faisceau vasculaire ; *f,* fibres ; *co,* collenchyme.

40 millimètres, longueur normale. Dans la même région, les dimensions des entre-nœuds modifiés étaient 9, 10 et 8 millimètres, alors que, au-dessus et au-dessous, les entre-nœuds normaux atteignaient 25, 26, 23, 22, 17, 15, 14 millimètres et 20, 22, 26 et 24 millimètres (fig. 33, S).

Les modifications anatomiques que présentent les entre-nœuds altérés sont identiques à celles qui ont été signalées dans la cécidie précédente.

Les pétioles parasités n'augmentent pas leur diamètre transversal, mais leur contour s'arrondit comme nous l'avons déjà décrit plus haut ; l'écorce diminue à la face inférieure et son collenchyme se développe un peu (comparer les figures 34 et 35).

## **Abies nobilis** Lindl.

Cécidie produite par un Hémiptère.

Vers la mi-juin 1902, presque toutes les feuilles de l'extrémité des pousses d'un *Abies nobilis*, planté dans le



A N

Fig. 36 (N). — Jeunes pousses normales d'*Abies nobilis* (gr. 0,5).
Fig. 37 (A). — Pousses du même arbre déformées par des Pucerons (gr. 0,5).

jardin du Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, étaient couvertes de petits pucerons marrons, principalement à leur face inférieure. La présence des parasites entraînait la courbure de la pointe des feuilles vers la base du rameau ; ces feuilles parasitées s'incurvaient ensuite en faucille et se décoloraient. Seules, les nouvelles feuilles de l'année, aux tissus tendres, étaient attaquées par les

pucerons ; celles des années précédentes, plus robustes, restaient indemnes.

Sur chaque pousse, les feuilles de la base sont les premières attaquées. Si le nombre des pucerons est peu considérable et si les feuilles parasitées sont toutes localisées à la base du rameau, la croissance de celui-ci n'est presque pas altérée; une simple décoloration s'ensuit.

Mais, le plus souvent, au sortir du bourgeon, le rameau

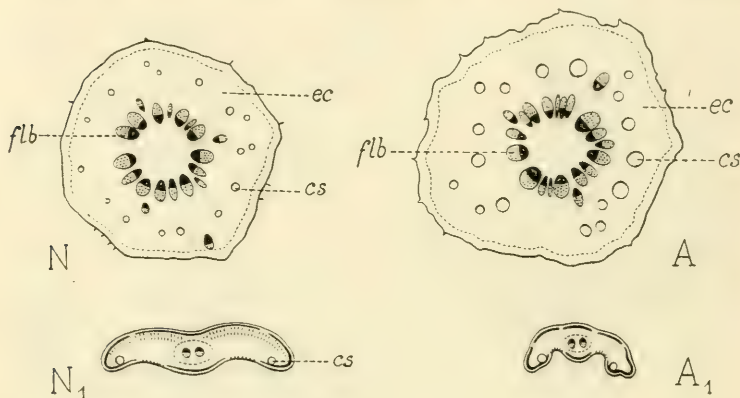



Fig. 38, 39 (N, A). — Coupes transversales schématiques d'un rameau normal et d'un rameau parasité d'*Abies nobilis* (gr. 15).

Fig. 40, 41 ($N_1$, $A_1$). — Coupes transversales schématiques d'une feuille normale et d'une feuille anormale de la même plante (gr. 15).

*flb*, faisceaux libéro-ligneux; *ec*, écorce; *cs*, canaux sécréteurs.

est complètement envahi par les pucerons ; toutes ses feuilles se recourbent et la croissance de ses entre-nœuds s'arrête. Il n'atteint alors que le tiers de sa longueur normale (30 millimètres par exemple au lieu de 90 ; comparer les figures 36 et 37) et s'épaissit. La déformation présente ainsi tous les caractères d'une acrocécidie caulinaire terminale dans laquelle les parasites agissent à une certaine distance.

*Structure d'un entre-nœud anormal.* — L'entre-nœud raccourci est considérablement épaissi car il mesure 2,4 milli-

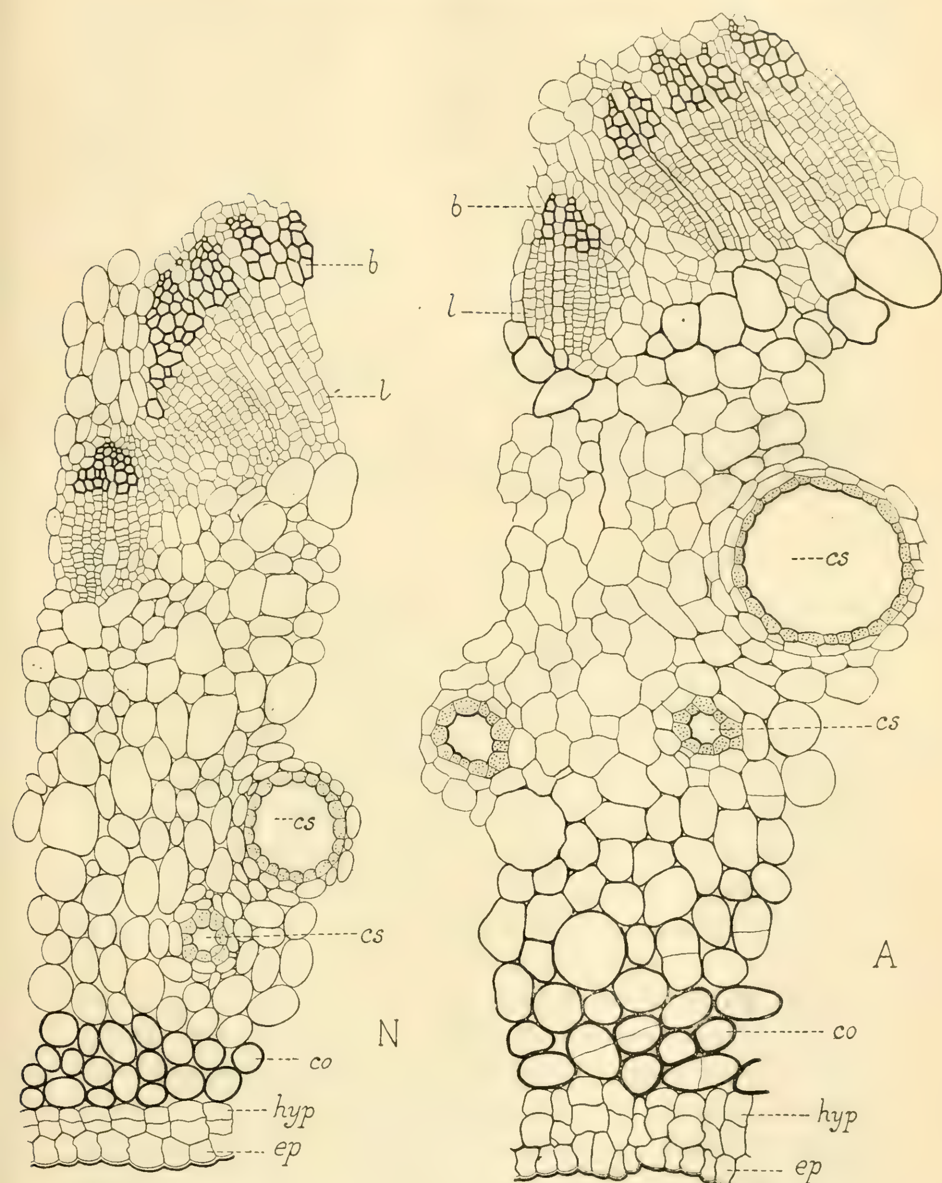



Fig. 42 (N). — Partie de la coupe transversale d'une pousse normale d'*Abies nobilis* : *b*, *l*, faisceau libéro-ligneux; *cs*, canaux sécréteurs; *co*, collenchyme; *hyp*, hypoderme; *ep*, épiderme (gr. 150).

Fig. 43 (A). — Portion de la coupe transversale de la tige hypertrophiée de l'*Abies nobilis* : mêmes lettres que dans la figure précédente (gr. 150).

mètres de diamètre au lieu de 2 millimètres (A, fig. 39). L'augmentation en diamètre est due surtout à l'hypertrophie de l'écorce *ec* dont les canaux sécréteurs *cs* ont acquis une taille presque double. Les cellules épidermiques anormales *ep* (en A, fig. 43) sont sinueuses, à parois toujours minces et celles de l'hypoderme *hyp* sont très allongées dans le sens radial. Un actif cloisonnement se manifeste dans les cellules plus internes, collenchymateuses, *co*, qui perdent leur régularité ordinaire pour acquérir des parois très épaisses cellulosiques.

Dans le cylindre central de la tige parasitée, les faisceaux seuls possèdent une grande taille ; ils sont très allongés dans le sens radial, leurs formations secondaires étant bien développées et leurs vaisseaux ligneux petits, mais réguliers.

*Structure d'une feuille anormale.* — Les pucerons se groupent parfois au nombre de dix à la face inférieure du limbe et s'alignent le long des rangées stomatiques. Leur présence entraîne deux sortes de modifications : d'abord une incurvation de l'extrémité de la feuille vers le bas, ensuite un reploiement vers la face inférieure des deux bords du limbe, comme si celui-ci avait tendance à envelopper les parasites. C'est cette dernière altération que l'on peut facilement constater en comparant les dessins d'ensemble $N_1$ et $A_1$ (fig. 40 et 41) ; on peut y remarquer en outre l'arrêt complet de différenciation présenté par les feuilles parasitées.

Les modifications histologiques sont surtout accentuées dans la région centrale du limbe : l'endoderme *end* (en $A_1$, fig. 46) n'est plus aussi net que dans la feuille saine et possède seulement des cellules irrégulières difficiles à distinguer de celles du parenchyme environnant. A l'intérieur de l'endoderme, les deux demi-faisceaux libéro-ligneux de la feuille anormale (*b*, *l*) comportent un nombre restreint de vaisseaux de bois et de cellules libériennes ; les cellules à gros noyaux du liber *al* sont bien développées, les cellules

péridermiques sont irrégulières, sinueuses et parfois transformées en fibres.

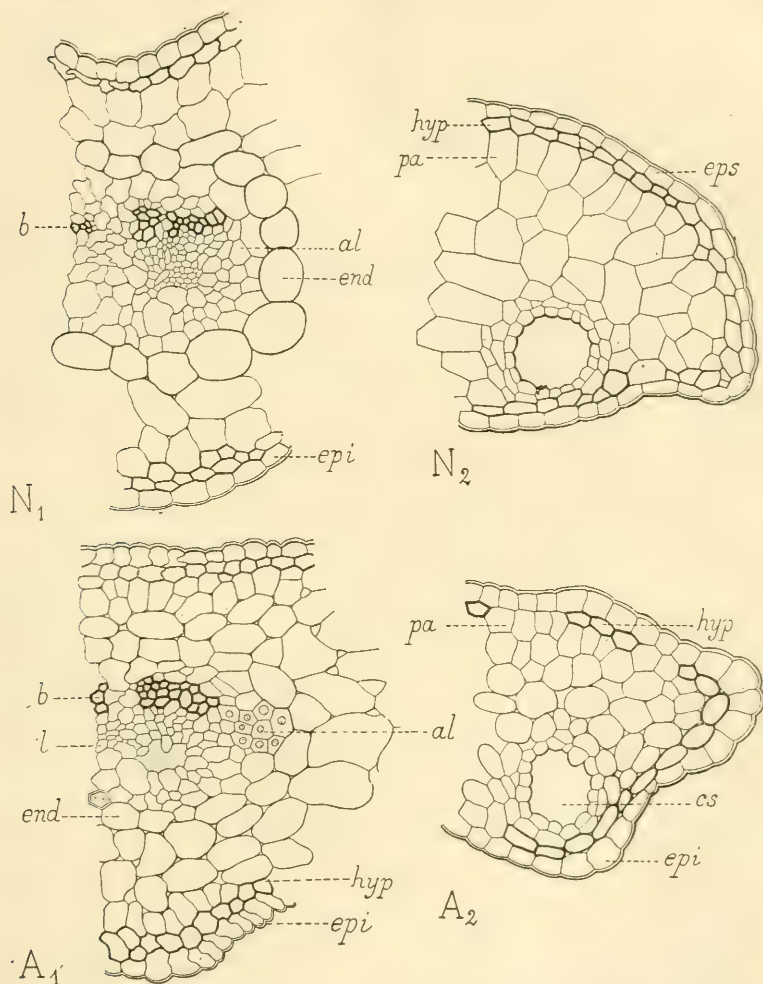



Fig. 44, 45 ($N_1$, $N_2$). — Régions médiane et latérale de la coupe transversale d'une feuille normale d'*Abies nobilis* (gr. 150).

Fig. 46, 47 ($A_1$, $A_2$). — Régions correspondantes d'une feuille parasitée (gr. 150).

*b*, *l*, faisceau libéro-ligneux; *al*, aile libérienne à gros noyaux; *end*, endoderme; *cs*, canal sécréteur; *pa*, tissu palissadique; *hyp*, hypoderme; *epi*, *eps*, épidermes.

A l'extérieur de l'endoderme, le parenchyme est moins bien différencié dans le limbe anormal : le tissu palissadique

n'existe plus aux environs de la nervure médiane, car il s'est transformé par d'abondantes cloisons en un tissu irrégulier; l'hypoderme et l'épiderme (*hyp* et *epi*) sont devenus sinueux, surtout à la face inférieure, au voisinage des parasites.

La structure de l'extrémité du limbe parasité est aussi très intéressante. Le canal sécréteur anormal (*cs*, en $A_2$, fig. 47) présente une lumière faible et irrégulière et les cellules qui le bordent sont peu nombreuses ; le tissu palissadique *pa* est également très mal développé. La modification la plus considérable porte sur les cellules externes du limbe : hypoderme *hyp* discontinu, épiderme *epi* à éléments isodiamétriques beaucoup plus grands que les cellules normales.

*En résumé*, sous l'influence d'un Aphidien, les pousses de l'*Abies nobilis* présentent les modifications suivantes :

1° *Les parasites externes engendrent une action cécidogène qui déforme les feuilles et arrête la croissance des entre-nœuds ; ceux-ci s'épaississent* (*écorce hypertrophiée à grands canaux sécréteurs ; faisceaux vasculaires allongés à nombreuses formations secondaires*) ;

2° *Les feuilles altérées ont leur pointe recourbée, leurs bords repliés et leurs tissus peu différenciés* (*cylindre central, tissu palissadique et hypoderme modifiés*).

### Résumé du Chapitre Ier, relatif aux cécidies caulinaires terminales, a entre-nœuds peu raccourcis, produites par des parasites externes.

Les faits les plus remarquables présentés par les galles étudiées dans ce chapitre sont les suivants :

1° Les parasites sont extérieurs à la tige et situés à la surface des feuilles terminales ;

2° L'action cécidogène qu'ils engendrent agit à distance sur les derniers entre-nœuds qui s'épaississent et n'atteignent pas tout à fait leur longueur normale;

3° Les feuilles sont groupées en un amas peu serré; leurs limbes et leurs pétioles sont crispés ou contournés et fortement hyperplasiés.

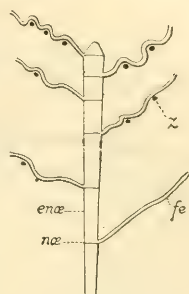



Fig. 48. — Schéma indiquant les relations qui existent entre la tige et la cécidie lorsque les parasites externes *z* sont situés à la surface des feuilles *fe* et qu'ils provoquent un faible raccourcissement des entre-nœuds supérieurs *enœ*.

Ces divers caractères sont représentés schématiquement par la figure 48.

## CHAPITRE II

### Cécidies caulinaires terminales produites par un parasite externe ; les entre-nœuds sont très raccourcis.

A ce chapitre appartiennent la plupart des acrocécidies des tiges.

Les parasites sont toujours externes et situés le plus souvent en grand nombre à l'aisselle des feuilles terminales du rameau. Ils arrêtent presque totalement la croissance en longueur des entre-nœuds et agglomèrent les feuilles terminales élargies et pileuses en une masse serrée. La cécidie se présente ainsi sous la forme d'un gros bourgeon, d'un artichaut ou d'une rose : d'où la dénomination de galles en artichaut, galles en rosette, etc., qui a été donnée depuis longtemps aux si curieuses déformations des Saules, du Thym, de l'Euphorbe, de l'Armoise, du Cyprès, etc.

La morphologie externe de ces cécidies terminales, ainsi que l'étude des animaux cécidogènes qui les produisent, ont fait l'objet des nombreux et intéressants travaux descriptifs de Winnertz, H. Löw, Bremi, F. Löw, J. Mik, Thomas, etc.

La disposition des feuilles gallaires sur l'extrémité renflée du rameau a été étudiée par Arthur Weisse [02] pour les cécidies de *Salix alba* et *S. fragilis* (*Perrisia rosaria*), d'*Euphorbia Cyparissias* (*Perrisia capitigena*), d'*Artemisia campestris* (*Rhopalomya artemisiæ*), de *Taxus baccata* (*Perrisia taxi* et *Eriophyes psilaspis*), de *Picea excelsa*

(*Chermes strobilobius*) ; cet auteur a trouvé que, dans tous les cas, la disposition des feuilles reste en complet accord avec la théorie phyllotaxique.

Quant à l'anatomie, elle n'a encore été que fort peu étudiée et n'a donné lieu qu'à de petites remarques histologiques disséminées au milieu des détails de morphologie gallaire ou de systématique relatifs aux parasites. On trouve quelques renseignements dans le mémoire de G. Hieronymus [90] sur les zoocécidies du centre de l'Europe ou dans le Traité bien connu de Frank [96] ; J. Baldrati [00] figure les sections transversales pratiquées au travers des feuilles de l'*Erica scoparia* et de l'*Erica arborea* déformées par des diptères et il constate, en outre, la transformation du tissu palissadique en un parenchyme homogène.

Il y a quelques années [99], j'ai décrit avec détails l'anatomie de deux galles intéressantes qui constituent des amas globuleux en forme de bourgeon à l'extrémité des pousses du *Juniperus communis* L. var. *alpina* et du *Juniperus Oxycedrus* L. Dans les deux cécidies, il m'a été possible de constater que l'énorme hypertrophie subie par les feuilles parasitées était caractérisée, non seulement par l'augmentation en diamètre du canal sécréteur et par la multiplication des éléments palissadiques ou parenchymateux, mais surtout par le grand développement des ailes vasculaires de tissu aréolé qui accompagnent le faisceau libéro-ligneux de la nervure.

Les autres galles des Genévriers présentent des structures histologiques aussi curieuses dont le détail fera l'objet d'un prochain travail.

### Genista tinctoria L.

Cécidie produite par le *Perrisia genisticola* F. Löw.

Ce *Perrisia* dépose ses œufs à l'extrémité d'une jeune pousse de Genêt ; les larves écloses à cet endroit empêchent

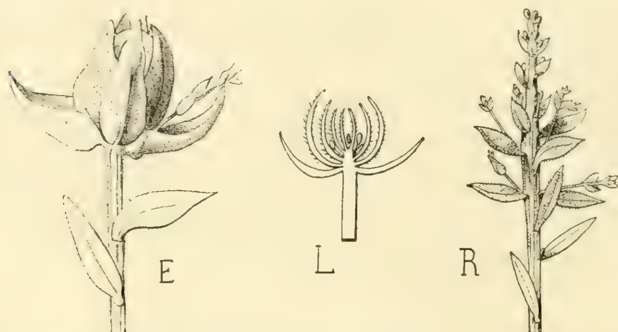



Fig. 49 (E). — Aspect de la diptérocécidie terminale du *Genista tinctoria* (gr. 1).
Fig. 50 (L). — Coupe longitudinale de la galle de la même plante (gr. 0,5).
Fig. 51 (R). — Rameau ayant continué à croître après avoir porté une galle pendant un certain temps (gr. 0,5).

les entre-nœuds de s'allonger et il se forme un amas globuleux de feuilles raccourcies, élargies, couvertes d'une abondante pilosité anormale (fig. 49, E).

Au-dessous de la région arrêtée dans son développement, les petits rameaux latéraux s'allongent et remplacent l'axe principal. Un de ces petits rameaux se voit bien dans la figure 49.

Il arrive souvent, en été, quand les larves quittent la cécidie pour gagner le sol et s'y métamorphoser, que la croissance des entre-nœuds arrêtée un moment peut reprendre : les feuilles parasitées deviennent horizontales, puis s'écartent les unes des autres par suite de la nouvelle croissance en longueur des entre-nœuds ; l'axe se montre

alors profondément strié et d'un diamètre supérieur à celui de la région non altérée de la tige (R, fig. 51).

Les échantillons étudiés ont été récoltés à Vernon (17 juin 1898) et à Malesherbes (20 juin 1899).

*Structure de l'entre-nœud anormal.* — L'entre-nœud normal mesure environ 10 millimètres de longueur et

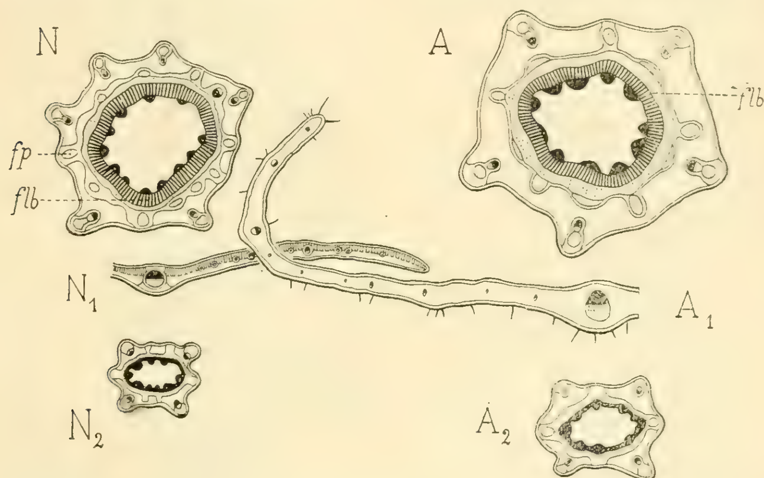



Fig. 52, 53 (N, A). — Schémas des coupes transversales d'une tige normale de *Genista* et d'une tige renflée au niveau de la galle (gr. 15).

Fig. 54, 55 ($N_1$, $A_1$). — Coupes transversales schématiques du limbe d'une feuille saine et du limbe d'une feuille parasitée (gr. 15).

Fig. 56, 57 ($N_2$, $A_2$). — Schémas des coupes transversales d'un petit rameau latéral normal et d'un rameau de remplacement (gr. 15).

*flb*, anneau vasculaire ; *fp*, fibres péricycliques.

près de 2 millimètres de diamètre. Sa section transversale (N, fig. 52) présente des côtes très saillantes ; l'anneau vasculaire *flb* y est muni de formations secondaires abondantes et entouré d'amas fibreux péricycliques espacés *fp* contigus à un endoderme bien net *end* (en N, fig. 58). Dans chaque aile corticale le petit faisceau carénal *flb'* est en contact avec un cordon fibreux *fc* formé d'éléments à parois très épaisses ; le tout est entouré de cellules régulières *e* à parois cellulosiques. L'écorce *ec* comprend des plages assez

étendues de tissu chlorophyllien situées entre les cordons fibreux.

L'entre-nœud *anormal* a un diamètre de 2,2 millimètres environ (A, fig. 53) ; il est très court, ne dépasse pas 2 millimètres de longueur et ses ailes font à

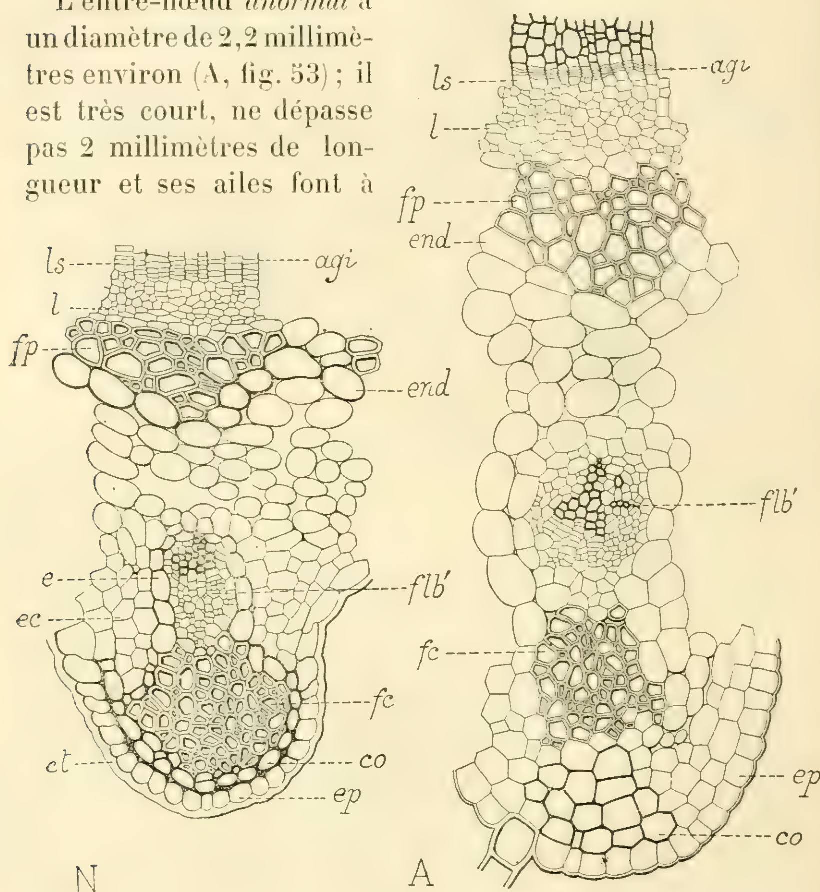



Fig. 58 (N). — Partie de la coupe transversale de la tige normale de *Genista tinctoria* (gr. 150).

Fig. 59 (A). — Partie de la coupe transversale de la tige anormale (gr. 150).

*agi*, assise génératrice interne de l'anneau vasculaire ; *ls*, *l*, liber ; *flb'*, petit faisceau carénal ; *fp*, fibres péricycliques ; *end*, *e*, endodermes ; *fc*, paquet de fibres corticales ; *ec*, écorce ; *co*, collenchyme ; *ep*, épiderme ; *ct*, cuticule.

peine saillie. Son cylindre central diffère peu du précédent quant aux dimensions : l'anneau vasculaire *flb* y est plus irrégulier et le liber mieux développé. Les amas fibreux

péricycliques sont étalés et composés de cellules à large section, mais à parois minces (*fp*, en A, fig. 59).

C'est l'écorce qui subit l'hypertrophie la plus grande et son épaisseur est d'un tiers au moins supérieure à celle de l'écorce normale. L'endoderme *end* est très irrégulier et ses cellules sont souvent munies d'une cloison tangentielle.

Chaque petit faisceau carénal *flb'* comprend des vaisseaux d'assez grand diamètre, à parois minces, isolés les uns des au-

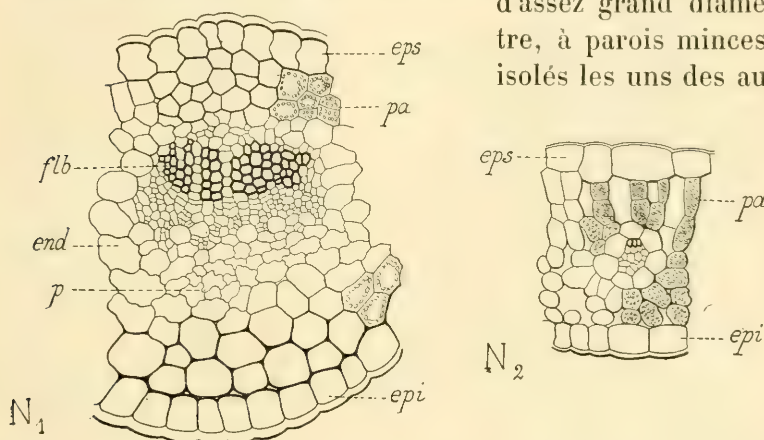



Fig 60, 61 ($N_1$, $N_2$). — Région médiane et partie latérale de la coupe transversale du limbe normal de *Genista* représentée par la figure 54 : *flb*, faisceau libéro-ligneux ; *p*, péricycle ; *end*, endoderme ; *pa*, tissu palissadique ; *eps*, *epi*, épidermes (gr. 150).

tres par du parenchyme non lignifié. Le cordon fibreux cortical *fc*, en contact avec le faisceau du côté externe, a des dimensions réduites ; il est séparé de l'épiderme *ep* par trois ou quatre couches de cellules, à parois rectilignes, beaucoup plus grandes que les cellules normales.

Les cellules épidermiques conservent leur taille normale et leur disposition régulière, mais leur cuticule est moins épaisse que dans la tige saine.

Près du sommet de la tige, on ne trouve plus, dans le cylindre central alors très élargi, que de gros faisceaux libéro-ligneux espacés. Les files ligneuses de ces faisceaux

sont irrégulières, écartées les unes des autres et constituées par des éléments où dominent les fibres à parois minces.

*Structure des petits rameaux de remplacement.* — Les petits rameaux de remplacement qui se développent à la base de la cécidie ont un diamètre supérieur aux petits rameaux de même âge (1,2 millim. au lieu de 0,8 millim.; comparer les dessins $N_2$ et $A_2$, fig. 56 et 57). Et cet accroissement de leur dimension transversale provient surtout de l'hyperplasie de l'écorce qui donne naissance à plusieurs rangées de cellules à cloisons tangentielles dans la région située entre l'épiderme et les petits cordons fibreux.

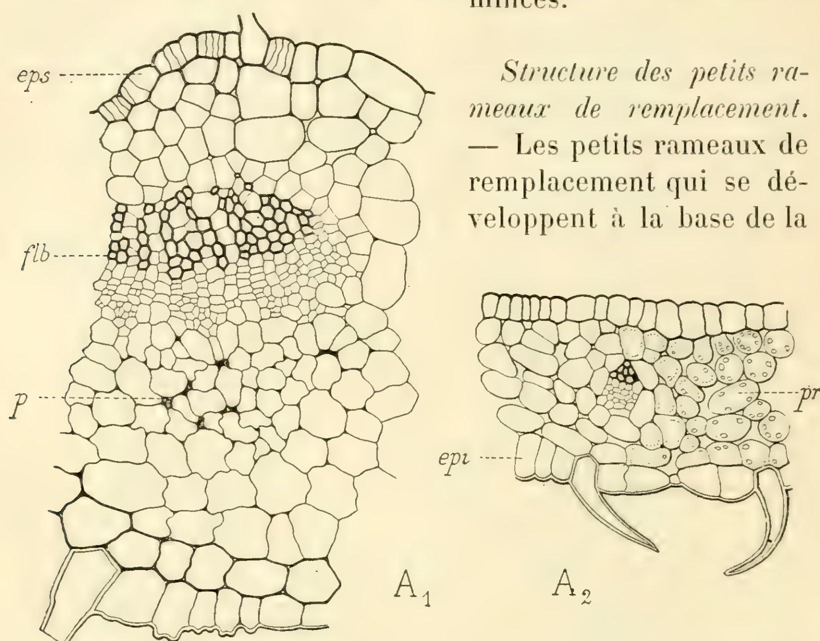



Fig. 62, 63 ($A_1$, $A_2$). — Région médiane et partie latérale de la coupe transversale du limbe parasité de *Genista* représentée par la figure 55 : *flb*, faisceau libéroligneux; *p*, péricycle ; *pr*, parenchyme ; *eps*, *epi*, épidermes (gr. 150).

De plus, la région médullaire est épaissie, l'anneau vasculaire présente des formations secondaires bien développées, constituées par de beaux éléments libériens et de gros vaisseaux de bois, les fibres péricycliques sont nombreuses et à large section.

*Modifications dans la forme et dans la structure des feuilles.* — Les feuilles normales possèdent comme dimensions moyennes 22 millimètres sur 4,5. Fortement parasitées, elles restent courtes (7 millim. de longueur), s'élargissent,

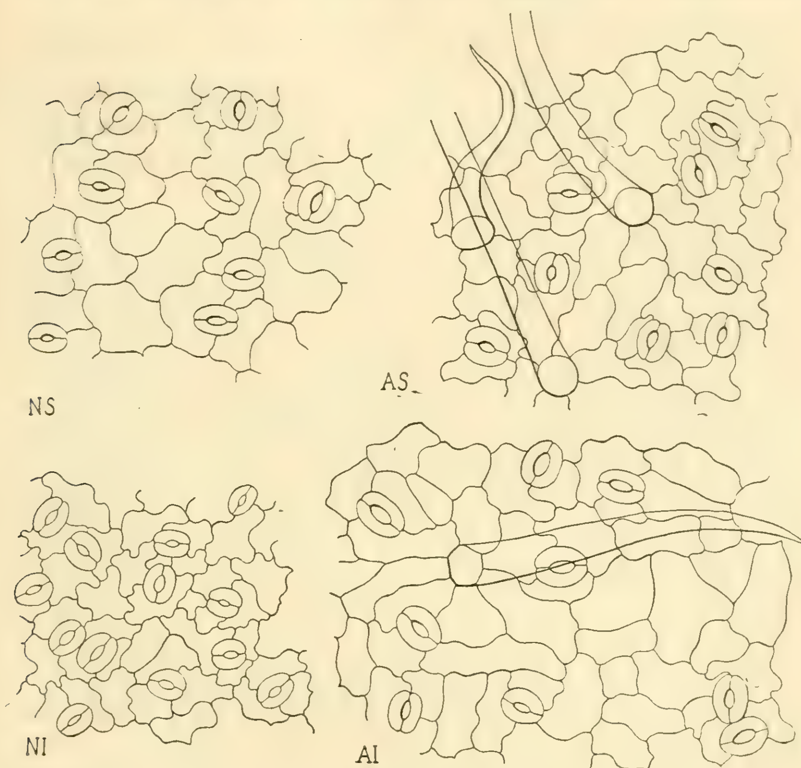



Fig. 64 à 67 (NS, AS, NI, AI). — Épidermes normaux et anormaux vus de face des feuilles saine et parasitée de *Genista tinctoria* (gr. 150).

s'épaississent, deviennent pileuses, puis se courbent en forme de cuiller (comparer les figures 54 et 55, $N_1$ et $A_1$).

Au voisinage de la nervure médiane, l'épaisseur du limbe est à peu près double de l'épaisseur normale ($A_1$, fig. 62). Le faisceau vasculaire (*flb*) y est devenu très gros car ses vaisseaux ont augmenté leur diamètre en conservant la même paroi ; de plus, ces vaisseaux sont dissociés quelque peu aux environs des pôles ligneux et l'hypertro-

phie des rayons de parenchyme écarte leurs files les unes des autres.

Les cellules péricycliques *p* situées à la face inférieure du faisceau sont grandes, mais irrégulières ; elles possèdent des parois très sinueuses et de grands méats.

Enfin, à la face supérieure du limbe parasité, le tissu palissadique s'est peu différencié : le parenchyme *pr* (en $A_2$, fig. 63) y est lacuneux partout et composé de cellules arrondies contenant quelques rares grains de chlorophylle, assez gros.

Les épidermes de la feuille anormale diffèrent beaucoup des épidermes sains ; leur paroi externe est moitié moins épaisse que dans la feuille normale et très sinueuse (comparer les figures 60 et 62). De longs et nombreux poils unicellulaires, très effilés, garnissent les deux faces du limbe, surtout l'inférieure. De plus, des cloisons perpendiculaires à la surface externe prennent naissance dans l'épiderme supérieur anormal (*eps*, en $A_1$, fig. 62) et délimitent de nombreuses cellules à parois peu épaisses, plus petites que les cellules ordinaires (comparer AS et NS, fig. 64 et 65).

*En résumé*, sous l'influence du *Perrisia genisticola*, la partie terminale de la tige du *Genista tinctoria* présente les modifications suivantes :

1° *Les parasites externes engendrent une action cécidogène puissante qui arrête la croissance des entre-nœuds supérieurs, lesquels s'épaississent (écorce hypertrophiée à faisceau foliaire très modifié) ;*

2° *Les feuilles agglomérées s'allongent peu, s'élargissent, s'épaississent et deviennent chlorotiques (absence de tissu palissadique, tissu lacuneux abondant, nervure médiane hypertrophiée, cellules épidermiques irrégulières, sinueuses et cloisonnées, garnies de poils unicellulaires) ;*

3° *Les petits rameaux de remplacement présentent une moelle et une écorce hypertrophiées.*

## Euphorbia Cyparissias L.

Cécidie produite par le *Perrisia capitigena* Br.

Les larves de ce Diptère produisent dès les premiers jours de mai une galle en forme d'artichaut, de 8 à 12 millimètres de diamètre (E, fig. 68) ; celle-ci est située à l'extrémité des pousses et empêche la tige et l'inflorescence de s'accroître. C'est une des cécidies les plus communes, facile à reconnaître à sa teinte rosée.

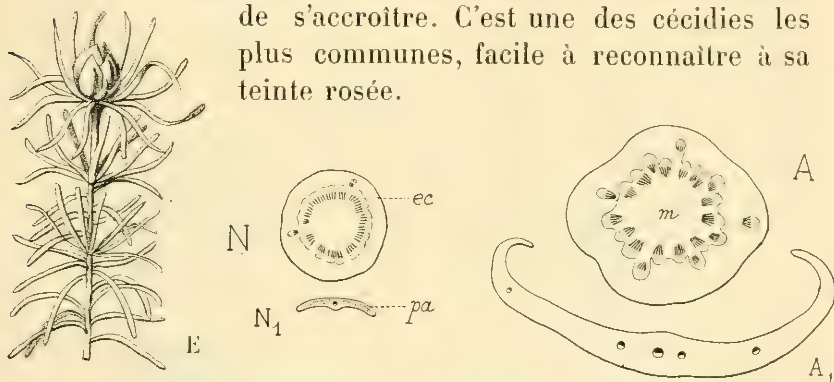



Fig. 68 (E). — Aspect de la diptérocécidie terminale de l'*Euphorbia Cyparissias* (gr. 1).

Fig. 69, 70 (N, A). — Schémas de coupes pratiquées au travers d'un entre-nœud normal et au travers de la partie renflée de la tige (gr. 15).

Fig. 71, 72 ($N_1$; $A_1$). — Coupes transversales schématiques d'une feuille normale et d'une feuille anormale (gr. 15).

*m*, moelle; *ec*, écorce; *pa*, tissu palissadique.

*Structure d'un entre-nœud anormal.* — Par suite du raccourcissement des entre-nœuds terminaux, le sommet de la tige s'épaissit et son diamètre devient presque double (1,8 millim. au lieu de 1 millim.).

Une coupe transversale pratiquée dans cette région (A, fig. 70) est irrégulière et fait saillie au niveau de chaque feuille; l'anneau vasculaire comporte des faisceaux libéro-ligneux séparés par de larges rayons médullaires (comparer les figures 69 et 70) ; enfin, la moelle *m* possède des cellules disposées en un réseau lâche avec de nombreux méats.

*Structure d'une feuille anormale.* — Les feuilles de la cécidie diffèrent des feuilles non parasitées par la forme, la taille et la teinte.

Une feuille saine ($N_1$, fig. 73) est allongée (12 millim. environ), un peu plus large au sommet qu'à la base où elle

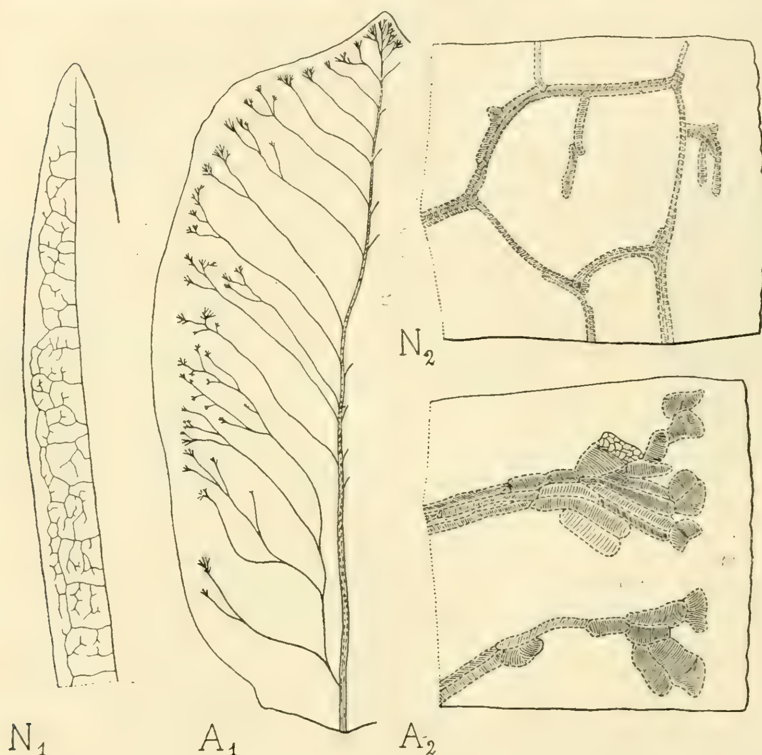



Fig. 73, 74 ($N_1$, $A_1$). — Portions d'une feuille normale et d'une feuille hypertrophiée d'*Euphorbia Cyparissias*, vues par transparence (gr. 15).

Fig. 75, 76 ($N_2$, $A_2$). — Terminaison des nervures au bord du limbe dans une feuille normale et dans une feuille parasitée (gr. 150).

mesure un millimètre. Elle possède une nervure médiane rectiligne, mince, présentant à droite et à gauche, assez irrégulièrement espacées, des nervures secondaires qui s'anastomosent entre elles ; leurs fines ramifications

couvrent d'une façon uniforne tout l'intervalle compris entre la nervure médiane et le bord du limbe (N₁, fig. 73).

Une feuille anormale prise au centre de la touffe en artichaut est décolorée; elle affecte la forme d'une cuiller et abrite dans sa concavité une ou plusieurs larves ; ses dimensions mesurent environ 8 millimètres sur 5 millimètres ($A_1$, fig. 74). La nervure principale d'une telle feuille est épaisse, sinueuse et présente de chaque côté de nombreuses

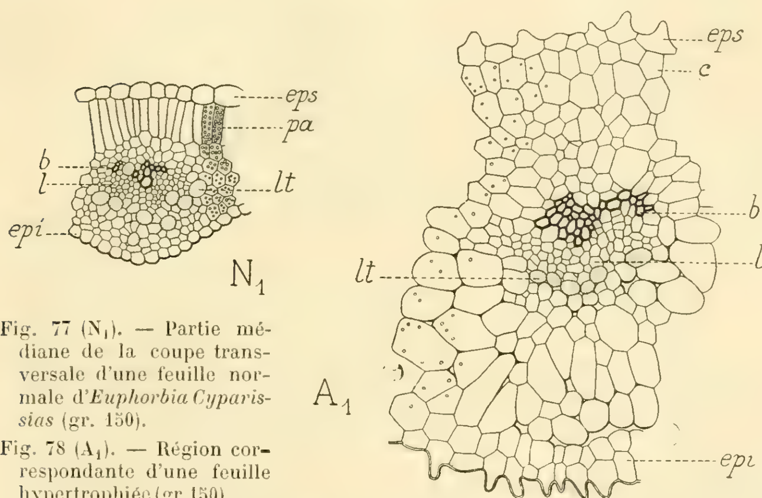



Fig. 77 ($N_1$). — Partie médiane de la coupe transversale d'une feuille normale d'*Euphorbia Cyparissias* (gr. 150).

Fig. 78 ($A_1$). — Région correspondante d'une feuille hypertrophiée (gr. 150).

*b*, *l*, nervure médiane; *lt*, cellules laticifères; *pa*, tissu palissadique; *c*, cellule du tissu chlorophyllien anormal; *eps*, *epi*, épidermes.

nervures latérales, irrégulièrement disposées, très allongées, atteignant jusqu'à sept ou huit fois la taille des nervures secondaires normales (2,3 millim. au lieu de 0,4); de plus, elles sont presque parallèles, ramifiées surtout dans leur partie distale et complètement isolées les unes des autres.

Cette absence d'anastomoses entre les nervures secondaires entraîne la production, à leurs extrémités, de vaisseaux courts, striés ou parfois réticulés-striés, réunis en amas affectant la forme de pattes d'oie. Ces amas de vais-

seaux courts rappellent assez bien les terminaisons des nervures secondaires dans les feuilles d'autres Euphorbes, telles qu'*Euphorbia splendens*.

Les figures 75 et 76 représentent les bords d'une feuille saine et d'une feuille parasitée ainsi que les raccords des nervures secondaires normales ($N_2$) ou les terminaisons isolées des nervures anormales ($A_2$).

En section tranversale, le limbe parasité se montre

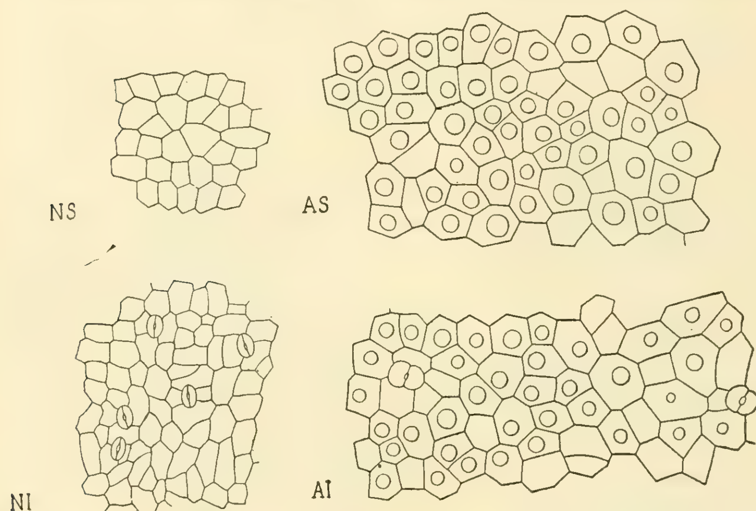



Fig. 79 à 82 (NS, AS, NI, AI). — Épidermes normaux et anormaux vus de face des feuilles saine et parasitée d'*Euphorbia Cyparissias* (gr. 150).

jusqu'à trois fois aussi épais que l'organe sain (comparer les figures 71 et 72, 77 et 78). Le tissu palissadique proprement dit n'est pas différencié et les cellules du parenchyme homogène qui le remplace contiennent une faible quantité de chloroleucites, ce qui explique la teinte jaunâtre des feuilles anormales ; les cellules sous-épidermiques *c* (en $A_1$, fig. 78) sont à peu près isodiamétriques, trois ou quatre fois aussi larges que les cellules palissadiques normales et moitié plus courtes.

Le faisceau libéro-ligneux de la nervure médiane se trouve

très hypertrophié : le bois *b* possède des vaisseaux nombreux et à grande section, le liber *l* aussi se développe bien. Le tissu lacuneux, serré dans le limbe normal, comporte dans la feuille parasitée de grosses cellules allongées, à grands méats et ayant tendance à s'isoler. Enfin, les cellules laticifères *lt* sont à peu près absentes.

Les épidermes des deux faces du limbe parasité sont très modifiés. L'épiderme supérieur anormal est formé de cellules irrégulières, à paroi externe mince, souvent soulevée en un poil court (*eps*, en $A_1$, fig. 78) ; vues de face, ces cellules atteignent deux fois la dimension des éléments normaux (comparer NS et AS, fig. 79 et 80).

L'épiderme inférieur anormal possède des cellules à cloisons bien rectilignes ; la paroi externe de ces cellules est presque toujours munie de courts prolongements obtus (*epi*, en $A_1$, fig. 78). Les stomates sont espacés ; leurs cellules stomatiques et leurs ostioles arrondis leur donnent un aspect spécial qui rappelle les stomates aquifères de *Valeriana*, par exemple.

*En résumé*, sous l'influence du *Perrisia capitigena*, la région terminale de la tige de l'*Euphorbia Cyparissias* présente les modifications suivantes :

1° *Les parasites externes engendrent une action cécidogène puissante qui arrête la croissance des entre-nœuds supérieurs dont le diamètre augmente* (*faisceaux libéro-ligneux espacés*) ;

2° *Les feuilles agglomérées restent courtes, s'élargissent, s'épaississent et deviennent chlorotiques* (*absence de tissu palissadique et de chloroleucites, tissu lacuneux abondant, nervures latérales isolées et terminées en patte d'oie, laticifères non différenciés, cellules épidermiques hypertrophiées et à contour rectiligne*).

## Taxus baccata L.

Cécidie produite par l'*Oligotrophus taxi* Inchb.

Les belles galles terminales que l'on rencontre parfois sur le *Taxus baccata* (fig. 83, E) sont engendrées par une larve de diptère qui détruit le point végétatif et empêche la croissance des derniers entre-nœuds de la tige (fig. 84, L).



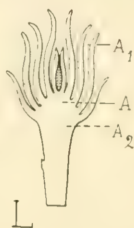
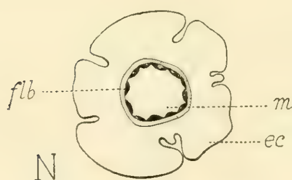
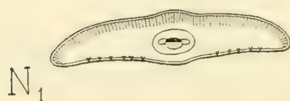




Fig. 83 (E). — Aspect de la diptérocécidie terminale du *Taxus baccata* (gr. 1).

Fig. 84 (L). — Coupe longitudinale de la même galle (gr. 1).

Les feuilles les plus externes de la cécidie sont extrêmement raccourcies (6 millimètres au lieu de 30) et d'un vert plus clair que les feuilles normales ; les internes, allongées, se présentent élargies, très irrégulières et d'autant moins riches en chlo-



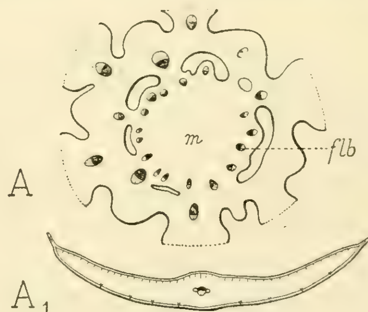




Fig. 85 (N). — Schéma de la coupe transversale de l'entre-nœud de *Taxus baccata* (gr. 15).

Fig. 86 (A). — Schéma de la coupe transversale de la tige hypertrophiée, pratiquée au milieu de la galle (gr. 15).

Fig. 87, 88 ($N_1$, $A_1$). — Coupes transversales schématiques d'une feuille normale et d'une feuille parasitée (gr. 15).

*flb*, faisceau vasculaire ; *m*, moelle ; *ec*, écorce.

roleucites qu'elles se rapprochent davantage du parasite.

La larve se métamorphose au mois de juin; les feuilles déformées de la rosette, jusque-là serrées les unes contre les autres, se dessèchent, deviennent brunâtres et se courbent vers l'extérieur.

J'ai rencontré de fort jolis échantillons de cette cécidie en août 1902 dans les Pyrénées, aux environs de Bagnères-de-Luchon; d'autres exemplaires récoltés au printemps dernier m'ont été envoyés d'Alençon (Orne) et de Canterbury.

*Structure d'un entre-nœud anormal.* — Les entre-nœuds de la partie supérieure de la tige sont très épaissis (A, fig. 86).

Dans l'entre-nœud normal (N, fig. 85), le cylindre central possède un diamètre de 0,6 millimètre; ses faisceaux libéro-ligneux *flb* sont séparés les uns des autres par de larges rayons médullaires et comportent des formations secondaires bien développées (*bs* et *ls*, en N, fig. 89).

Au fur et à mesure que l'on s'élève de la partie saine de la tige anormale vers la région terminale parasitée ($A_2$, en L, fig. 84), le contour du cylindre central devient irrégulier, anguleux et son diamètre augmente peu à peu. Les faisceaux libéro-ligneux s'isolent et prennent une taille variable. Les vaisseaux du bois primaire (*b*, en $A_2$, fig. 90) y possèdent une section beaucoup plus grande que dans la partie de la tige restée saine; ils sont contournés et séparés en petits groupes par suite de l'hypertrophie très accentuée des cellules des rayons médullaires *rm*; leurs parois s'épaississent fortement. L'assise génératrice interne des faisceaux fonctionne avec activité et le liber primaire *l* se présente sous la forme de grandes cellules irrégulières, à parois épaisses.

Enfin, plus haut (au niveau marqué A dans la figure 84), un peu au-dessous du parasite, la région médullaire de la tige (*m*, en A, fig. 86) possède un diamètre deux ou trois fois supérieur au diamètre normal. Chaque faisceau vascu-

laire conserve une dimension radiale à peu près normale ; sa largeur est réduite de moitié. Les vaisseaux du bois primaire (*b*, en A, fig. 91) sont petits, sinueux, à parois très épaisses ; l'assise génératrice interne *agi* fonctionne peu et le liber primaire *l* comprend seulement quelques cellules

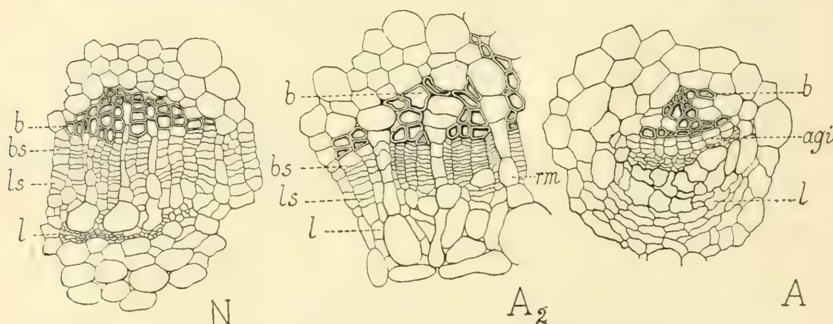



Fig. 89 (N). — Détails d'un faisceau libéro-ligneux de la tige normale de *Taxus* représentée par la figure 85 (gr. 150).

Fig. 90 ($A_2$). — Un faisceau vasculaire de la région basilaire de la galle (gr. 150).

Fig. 91 (A). — Faisceau libéro-ligneux atrophié représenté en *flb* dans la figure 86 (gr. 150).

*b, bs*, bois ; *l, ls*, liber ; *agi*, assise génératrice libéro-ligneuse ; *rm*, rayon médullaire.

contournées, pressées les unes contre les autres, à parois épaisses.

*Structure d'une feuille anormale.* — La *feuille normale* mesure 25 millimètres de longueur en moyenne sur 2 millimètres de largeur ; son épaisseur est d'un demi-millimètre au niveau de la nervure médiane. Elle est fortement convexe à la face supérieure ($N_1$, fig. 87) et possède un abondant tissu palissadique *pa* ($N_1$, fig. 92) ; la nervure médiane est limitée par un endoderme très net *end*, à grosses cellules arrondies ; les vaisseaux aréolés *ar* y sont grands et bien développés.

Une *feuille anormale* située à la périphérie de la galle en rosette, est large (3,5 millimètres environ) et courte (9 mil-

limètres). Elle est concave à la face supérieure, mais un peu moins épaisse que la feuille saine ; ses deux bords sont garnis d'une petite aile formée par les épidermes supérieur et inférieur accolés ($A_1$, fig. 88).

Sa structure interne présente aussi de grandes modi-

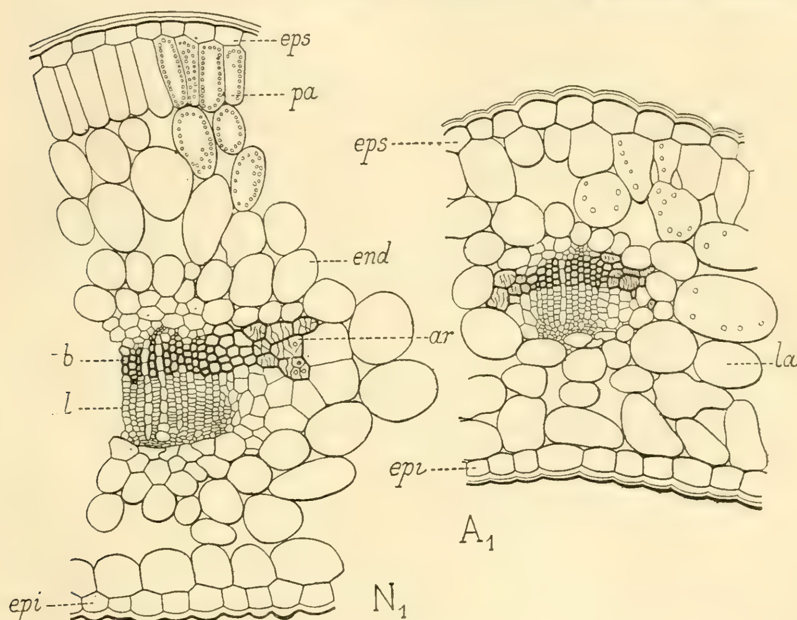



Fig. 92 ($N_1$). — Région médiane de la coupe transversale d'une feuille normale de *Taxus* (gr. 150).

Fig. 93 ($A_1$). — Région correspondante de la coupe transversale d'une feuille parasitée (gr. 150).

*b*, *l*, faisceau libéro-ligneux; *ar*, tissu aréolé ; *end*, endoderme; *pa*, tissu palissadique ; *la*, tissu lacuneux ; *eps*, *epi*, épidermes.

fications : le tissu palissadique n'est pas différencié. Un tissu lâche, à cellules arrondies contenant quelques gros grains d'amidon, le remplace et se fusionne insensiblement avec le tissu lacuneux (*la*, en $A_1$, fig. 93). L'endoderme entourant le faisceau de la nervure médiane comprend des cellules très irrégulières ; le bois et le liber du faisceau se développent moins que dans la feuille normale, les formations secondaires et les ailes vasculaires sont très réduites.

L'épiderme supérieur anormal *eps* est formé de cellules à section plus grande que dans l'épiderme sain, mais irrégulièrement disposées et munies d'une cuticule mince ; quant à l'épiderme inférieur *epi*, il a des stomates nombreux, espacés et répartis de façon irrégulière.

*En résumé*, sous l'influence de l'*Oligotrophus taxi*, la région terminale de la tige du *Taxus baccata* présente les modifications suivantes :

1° *Le parasite externe engendre une puissante action cécidogène qui arrête la croissance des entre-nœuds supérieurs; ceux-ci s'épaississent (faisceaux espacés, arrondis; formations secondaires peu développées; vaisseaux irréguliers, à parois épaisses)*;

2° *Les feuilles agglomérées ne s'allongent pas; elles s'élargissent sans augmenter d'épaisseur et deviennent chlorotiques (tissu lacuneux bien développé, nervure médiane réduite)*.

## Thymus Serpyllum L.

Cécidie produite par l'*Eriophyes Thomasi* Kieff.

On rencontre souvent en abondance des touffes entières de Serpolet déformées par l'*Eriophyes Thomasi* qui attaque principalement l'extrémité des tiges et les transforme en petits amas arrondis de feuilles épaissies et velues (fig. 94, E).

Les parasites sont nombreux et situés à la face supérieure des feuilles, au milieu de poils abondants. L'action cécidogène qu'ils engendrent agit sur plusieurs entre-nœuds : ceux-ci ne se développent qu'incomplètement, restent courts, mais s'épaississent beaucoup (fig. 95, L). Il arrive parfois pourtant que le nœud situé au-dessous de l'amas globuleux, constituant la galle proprement dite, s'allonge ou même présente quatre feuilles légèrement modifiées, au lieu de deux feuilles normales.

Mes échantillons ont été récoltés à Wimereux (Pas-de-Calais), sur les falaises, et dans la forêt de Fontainebleau.

*Structure d'un entre-nœud anormal.* — Comparons la structure de l'un des derniers entre-nœuds du rameau qui porte la galle (A, fig. 97) à celle d'un entre-nœud normal (N, fig. 96).

La section anormale a un contour irrégulier et un diamètre double environ. Les cellules épidermiques *ep* (en

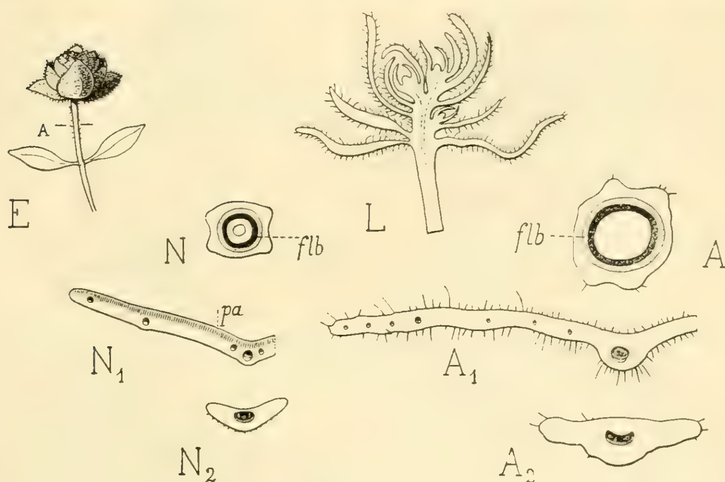



Fig. 94 (E). — Aspect de l'Ériophyidocécidie du *Thymus Serpyllum* (gr. 1).
Fig. 95 (L). — Section longitudinale de la même galle (gr. 3).
Fig. 96 (N). — Schéma de la coupe transversale d'un entre-nœud normal (gr. 15).
Fig. 97 (A). — Schéma de la coupe transversale de l'entre-nœud situé immédiatement au-dessous de la galle (gr. 15).
Fig. 98, 99 ($N_1$, $A_1$). — Coupes transversales schématiques du limbe normal et du limbe parasité (gr. 15).
Fig. 100, 101 ($N_2$, $A_2$). — Coupes transversales schématiques des pétioles correspondants (gr. 15).

*flb*, anneau vasculaire ; *pa*, tissu palissadique.

A, fig. 103) conservent à peu près les dimensions ordinaires. Leur surface externe est faiblement striée et les poils qu'elles forment sont pluricellulaires, en général, beaucoup plus nombreux et beaucoup plus longs que les poils normaux.

Les cellules corticales *ec* présentent le même aspect dans les deux sections, seulement les cellules anormales sont nombreuses, arrondies et séparées les unes des autres par des méats très nets. Les endodermes de la tige saine et de

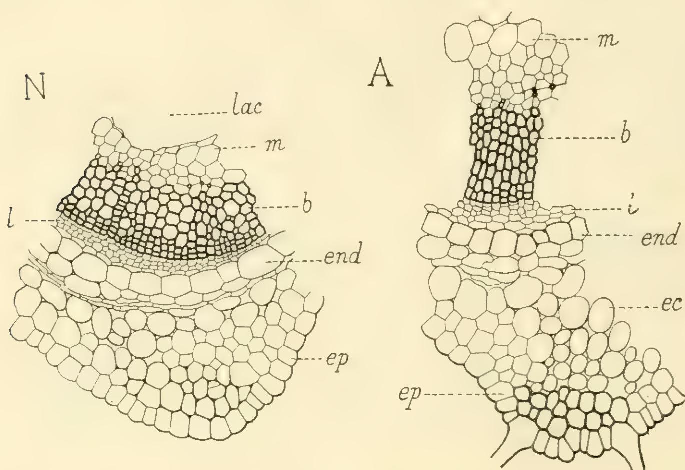



Fig. 102, 103 (N, A). — Portions de coupes transversales des entre-nœuds de *Thymus* représentées par les figures 96 et 97 : *b,l,* anneau vasculaire ; *m,* moelle ; *end,* endoderme ; *ec,* écorce ; *ep,* épiderme ; *lac,* lacune (gr. 150).

la tige parasitée sont bien différenciés et plus fortement lignifiés dans la tige déformée (*end*, fig. 103).

Le cylindre central anormal est caractérisé par des éléments ligneux *b* abondants, petits, serrés et par le développement exagéré de la moelle *m*. Celle-ci possède, en effet, quelques grosses cellules centrales hypertrophiées, enveloppées par d'autres cellules nombreuses et petites.

*Structure d'une feuille anormale.* — Une feuille saine de Serpolet atteint 10 millimètres de long sur 5 millimètres de large ; son épaisseur est assez régulière et sa nervation (N, fig. 106) comporte, dans chaque moitié du limbe, trois ou quatre faisceaux libéro-ligneux de taille sensiblement égale ; la surface est à peu près glabre et le pétiole bien délimité.

Tout autres sont les feuilles parasitées : le pétiole y est très court (A, fig. 107), fortement aplati et inséré sur la tige par une large surface (comparer $N_2$ et $A_2$, fig. 100 et 101); la longueur du limbe reste toujours faible, tandis que la largeur prend un énorme développement.

Épaissies de façon irrégulière (comparer $N_1$ et $A_1$, fig. 98 et 99), les feuilles se recouvrent de nombreux poils et deviennent concaves à la face supérieure; elles peuvent ainsi s'imbriquer étroitement.

A de telles modifications extérieures correspondent de profondes altérations histologiques (comparer les figures 104

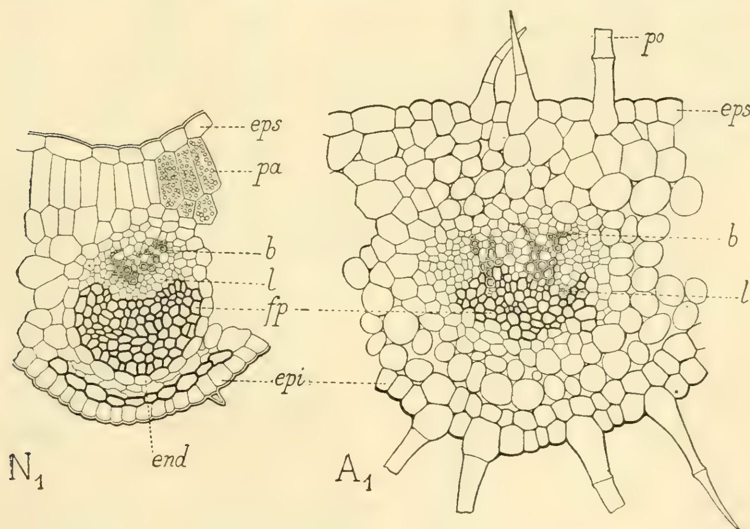



Fig. 104 ($N_1$). — Région médiane de la coupe transversale du limbe normal de *Thymus Serpyllum* (gr. 150).

Fig. 105 ($A_1$). — Région correspondante d'un limbe parasité (gr. 150).

*b,l*, faisceau libéro-ligneux de la nervure médiane ; *fp*, fibres péricycliques ; *end*, endoderme ; *pa*, tissu palissadique ; *eps*, *epi*, épidermes ; *po*, poil.

et 105). La structure de la nervure médiane du limbe parasité (*b*, *l*, en $A_1$, fig. 105) est très altérée : l'endoderme se reconnaît avec peine autour du faisceau libéro-ligneux ; les vaisseaux du bois *b* sont irrégulièrement écartés les uns

des autres, le liber *l* est atrophié presque partout ; les fibres péricycliques *fp* sont plus grandes et plus irrégulières que les fibres normales.

La modification anato-

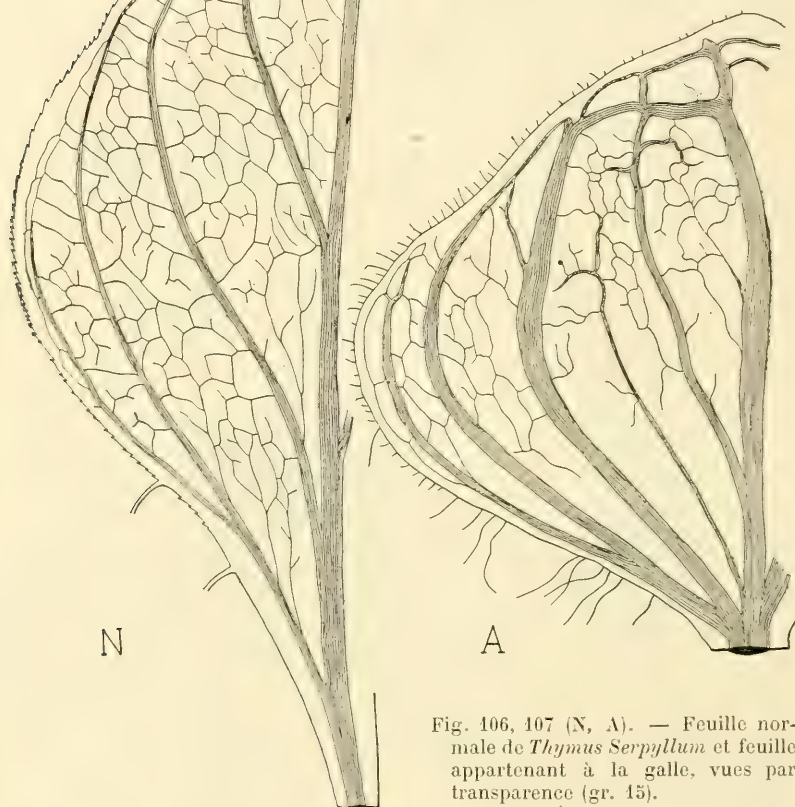



Fig. 106, 107 (N, A). — Feuille normale de *Thymus Serpyllum* et feuille appartenant à la galle, vues par transparence (gr. 15).

mique la plus importante est réservée au tissu palissadique : régulier dans la feuille normale (*pa*, en $N_1$, fig. 104) et composé de deux assises de cellules, celui-ci disparaît au voisinage de la nervure médiane parasitée (A, fig. 105) pour faire place à de nombreuses cellules polyédriques contenant un protoplasma finement granuleux. Cette altération prouve combien profonde et efficace est l'action des

Ériophyides. A quelque distance de la nervure, le tissu palissadique existe encore, mais il ne comprend qu'une assise assez régulière dont les cellules sont longues, peu serrées et munies de gros et nombreux grains de chlorophylle.

L'épiderme supérieur anormal (AS, fig. 109) possède des

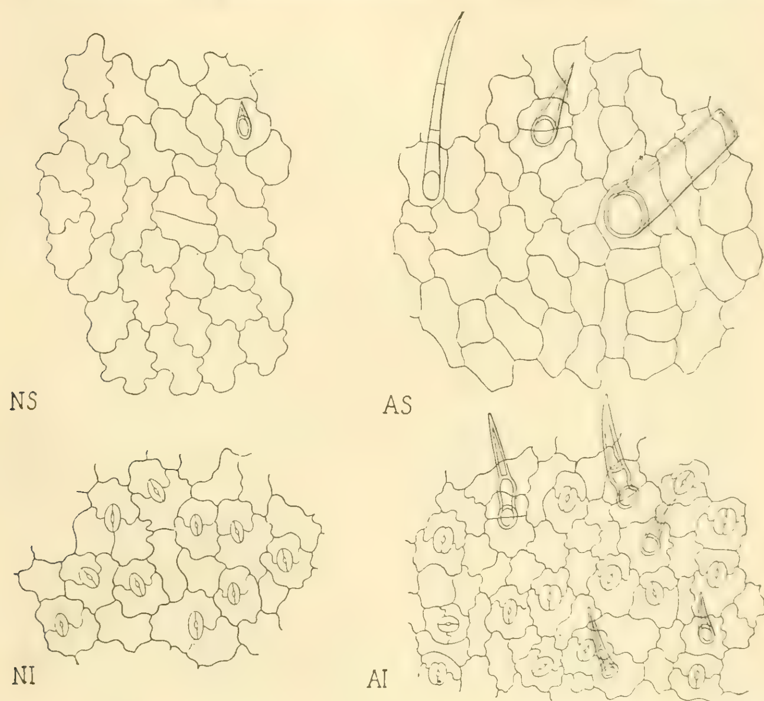



Fig. 108 à 111 (NS, AS, NI, AI). — Épidermes normaux et anormaux vus de face des feuilles saine et parasitée de *Thymus* (gr. 150).

cellules irrégulièrement sinueuses, orientées de façon quelconque, à parois presque rectilignes et à nombreux poils pluricellulaires *po* (en $A_1$, fig. 105); leur membrane externe est peu épaisse.

L'épiderme inférieur parasité (AI, fig. 111) comprend, au contraire, des cellules plus petites et plus sinueuses que celles du limbe normal; elles possèdent en outre des poils très abondants et d'assez nombreux stomates.

*En résumé*, sous l'influence de l'*Eriophyes Thomasi*, les pousses du *Thymus Serpyllum* présentent les modifications suivantes :

1° *Les parasites externes engendrent une puissante action cécidogène qui arrête la croissance des entre-nœuds supérieurs : ceux-ci s'épaississent (grand développement de l'écorce, de la moelle et de l'anneau vasculaire)* ;

2° *Les feuilles agglomérées ont des limbes raccourcis, élargis, épaissis de façon irrégulière et abondamment velus (tissu en palissade non développé au voisinage des nervures ; vaisseaux du bois espacés ; épidermes très altérés)*.

## Thymus Serpyllum L.

Cécidie produite par le *Janetiella thymicola* Kieff.

Dès le mois de mai, les larves de ce diptère déforment les extrémités des tiges du Serpolet (E, fig. 112) ; logées au voisinage du bourgeon terminal, elles provoquent un épaississement considérable des entre-nœuds supérieurs, comme le montre la figure 113 (L), en même temps qu'elles les empêchent de s'accroître.

Cette cécidie est très commune partout.

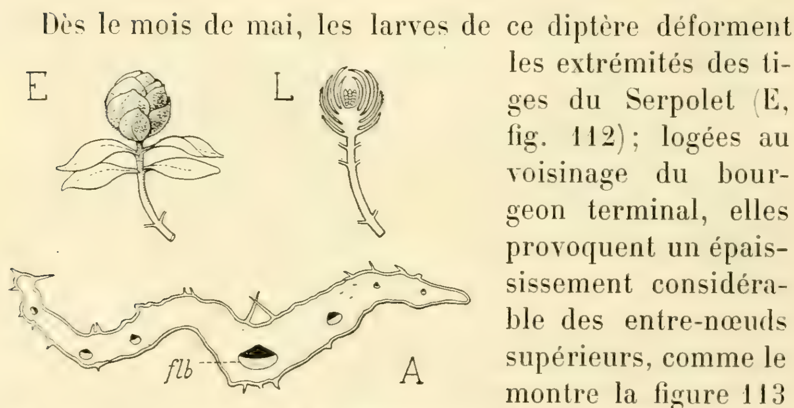



Fig. 112 (E). — Aspect de la diptérocécidie du *Thymus Serpyllum* (gr. 1).

Fig. 113 (L). — Coupe longitudinale de la même galle (gr. 1).

Fig. 114 (A). — Schéma de la coupe transversale d'une feuille parasitée (gr. 15).

*flb*, faisceau libéro-ligneux.

*Structure d'un entre-nœud anormal.* — Les entre-nœuds situés au-dessous de la masse globuleuse de feuilles consti-

tuant la galle sont épaissis et présentent une structure identique à celle que nous avons vue dans l'Eriophyidocécidie décrite plus haut.

C'est au niveau des feuilles hypertrophiées que l'accroissement en diamètre des entre-nœuds est le plus considérable. La moelle a agrandi son diamètre, les files ligneuses sont écartées les unes des autres et tendent d'autant plus à

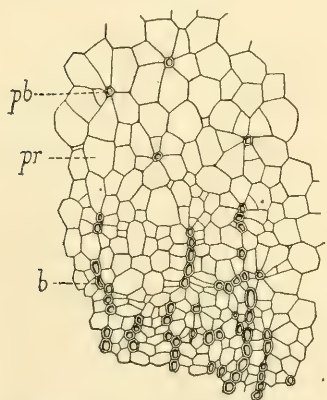






Fig. 115. — Région primaire d'un faisceau libéro-ligneux déformé : *pb*, pôle ligneux; *b*, vaisseaux primaires; *pr*, parenchyme non lignifié (gr. 150).
Fig. 116 ($A_1$). — Moitié d'une feuille anormale de la diptérocécidie du *Thymus*: les nervures sont vues par transparence (gr. 15).

se séparer qu'on se rapproche davantage des parasites.

Le liber des faisceaux diffère peu du liber normal. Les vaisseaux du bois eux-mêmes conservent une section et une épaisseur de paroi normales; les plus internes (*b*, fig. 115) s'isolent les uns des autres par la multiplication des cellules du parenchyme *pr* qui se groupent autour d'eux en rayonnant dans tous les sens.

*Structure d'une feuille anormale.* — Les feuilles terminales de la tige restent courtes (5 ou 6 millim. au lieu de 9

ou 10); elles s'élargissent beaucoup et se serrent étroitement les unes contre les autres. Leur pétiole est très court; aussi sont-elles insérées par une large base sur la portion renflée de la tige. La feuille parasitée affecte ainsi une forme bien différente de celle qu'elle acquiert dans la cécidie de l'*Eriophyes Thomasi* (comparer les figures 116 et 107).

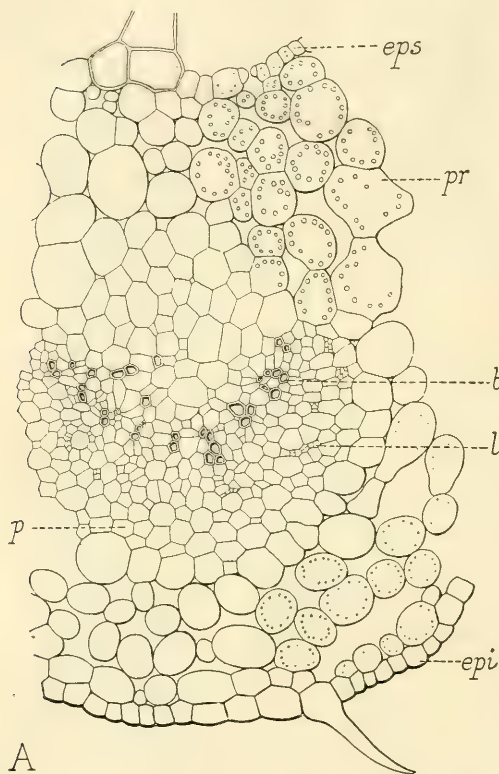



Fig. 117 (A). — Région médiane de la coupe transversale d'une feuille parasitée appartenant à la diptérocécidie du *Thymus* : *b*, bois; *l*, liber; *p*, péricycle; *pr*, parenchyme; *eps*, *epi*, épidermes (gr. 150).

L'accroissement en largeur du limbe de la feuille anormale retentit sur la nervation. La nervure médiane est large et ondulée (fig. 116); elle donne insertion de chaque côté à des nervures secondaires assez larges aussi, développées surtout à la base du limbe où elles sont très sinueuses.

En même temps, les feuilles s'épaississent (0,5 millim. au lieu de 0,2) et se couvrent d'abondants poils, gros, longs, pluricellulaires (A, fig. 114). Les deux moitiés du limbe se déforment irrégulièrement.

En section transversale, toutes les nervures se montrent hypertrophiées (comparer les figures d'ensemble 98 et 114). Leurs vaisseaux ligneux *b* (fig. 117) sont un peu plus

grands que les éléments normaux et à parois épaissies; ils se dissocient et s'écartent les uns des autres (comparer aussi cette coupe anormale avec la section normale représentée par la figure 104). Les amas libériens *l* s'isolent également. Enfin, les cellules péricycliques *p* situées à la partie inférieure de la nervure ont une grande taille; elles sont peu nombreuses et nullement lignifiées.

Le parenchyme *pr* compris entre les nervures hypertrophiées est lacuneux presque partout; il possède des cellules arrondies, peu serrées, ne contenant qu'un nombre assez restreint de grains de chlorophylle dont la taille atteint son maximum au voisinage de la face supérieure du limbe. Le tissu en palissade ne se différencie pas.



Fig. 118, 119 (AS, AI). — Épidermes supérieur et inférieur vus de face d'une feuille parasitée de *Thymus* (gr. 150).

Les cellules de l'épiderme supérieur anormal *eps* conservent la même forme que dans la feuille saine; elles sont encore sinueuses, mais beaucoup plus grandes et très irrégulières; en outre, presque toutes se munissent de poils effilés, longs ou courts, uni ou pluricellulaires (fig. 118, AS).

L'épiderme inférieur parasité (fig. 119, AI) ne modifie pas la taille de ses cellules dont les parois seules deviennent sinueuses et beaucoup moins épaisses. Les poils s'y rencontrent encore courts et obtus, mais peu abondants; les

stomates enfin ont un diamètre supérieur aux stomates normaux.

*En résumé*, sous l'influence du *Janetiella thymicola*, l'extrémité des pousses du *Thymus Serpyllum* présente les modifications suivantes :

1° *Les parasites externes engendrent une action cécidogène puissante* : *les entre-nœuds terminaux restent courts et s'épaississent* (*augmentation du diamètre de la moelle et dissociation des vaisseaux du bois primaire*);

2° *Les feuilles agglomérées s'allongent peu ; elles s'élargissent, s'épaississent, deviennent chlorotiques et pileuses* (*absence de tissu palissadique et de fibres péricycliques, hypertrophie des nervures*).

## Erica vagans L.

Cécidie produite par le *Myricomyia mediterranea* F. Löw.

Cette petite cécidie est située à l'extrémité des rameaux de la plante et constitue une masse ovoïde de feuilles, de 3 ou 4 millimètres de longueur sur 2 ou 3 millimètres de diamètre (E, fig. 120). Les vingt ou vingt-cinq feuilles qui la composent sont courtes, ovales, fortement convexes et garnies de poils blancs sur le bord. D'abord rougeâtres, puis d'un brun rouge, elles deviennent finalement brunes. — Il n'y a qu'une seule larve dans la cécidie.

Les échantillons étudiés ont été recueillis à Alt-Aussee, dans le Tyrol, en septembre 1899.

*Structure d'un entre-nœud anormal.* — Par suite de la présence du parasite, les entre-nœuds supérieurs de la pousse sont très raccourcis, leur diamètre est accru et devient au moins double (comparer N et A, fig. 121 et 122).

La section transversale d'un entre-nœud normal (N, fig. 121) est carrée, avec angles arrondis et saillants.

L'anneau vasculaire *flb* possède un bois secondaire bien développé, les fibres péricycliques sont peu lignifiées et à parois minces, contournées. Les cellules médullaires *m*, lignifiées et ponctuées, ont des parois aussi épaisses que celles des vaisseaux du bois ; elles contiennent de gros grains d'amidon peu nombreux.

Au fur et à mesure qu'on se rapproche de l'extrémité du rameau déformé les entre-nœuds deviennent extrêmement

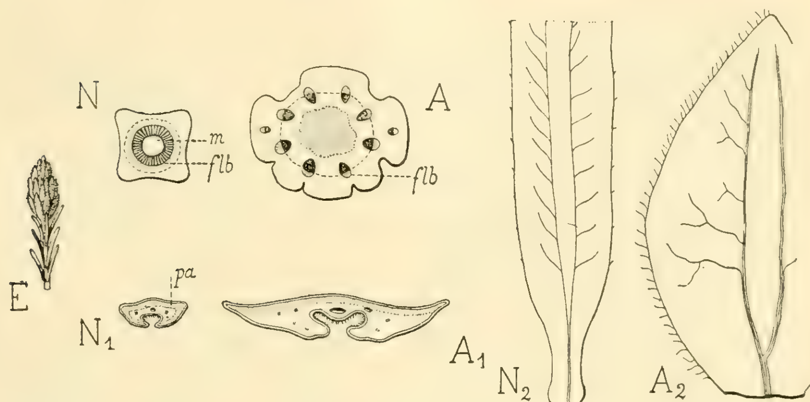



Fig. 120 (E). — Aspect de la diptérocécidie terminale de l'*Erica vagans* (gr. 1).

Fig. 121 (N). — Schéma de la coupe transversale d'un entre-nœud normal de cette Bruyère (gr. 15).

Fig. 122 (A). — Schéma de la coupe transversale de la tige anormale pratiquée au milieu de la galle (gr. 15).

Fig. 123, 124 ($N_1$, $A_1$). — Coupes transversales schématiques d'une feuille saine et d'une feuille hypertrophiée (gr. 15).

Fig. 125, 126 ($N_2$, $A_2$). — Feuilles normale et anormale vues par transparence (gr. 15).

*flb*, faisceau libéro-ligneux ; *m*, moelle ; *pa*, tissu palissadique.

courts et leur section transversale s'agrandit (A, fig. 122). Les faisceaux libéro-ligneux *flb* qui se rendent dans les feuilles s'isolent de plus en plus ; leurs formations secondaires ligneuses se réduisent ; leurs fibres péricycliques sont à peine lignifiées. La moelle possède toujours de grandes cellules scléreuses.

*Structure d'une feuille anormale.* — Les modifications de structure subies par les feuilles de la cécidie sont assez considérables : celles-ci s'allongent peu et n'atteignent que 3,5 millimètres au lieu de 6,6 millimètres. Elles s'insèrent par une large base sur le rameau et ne conservent pas partout la même largeur, comme dans le limbe normal (comparer $N_2$ et $A_2$, fig. 125 et 126) ; c'est vers leur milieu qu'elles s'élargissent au maximum (2 millim. au lieu de 1 millim.). Les dents épaisses et espacées du bord de la feuille normale

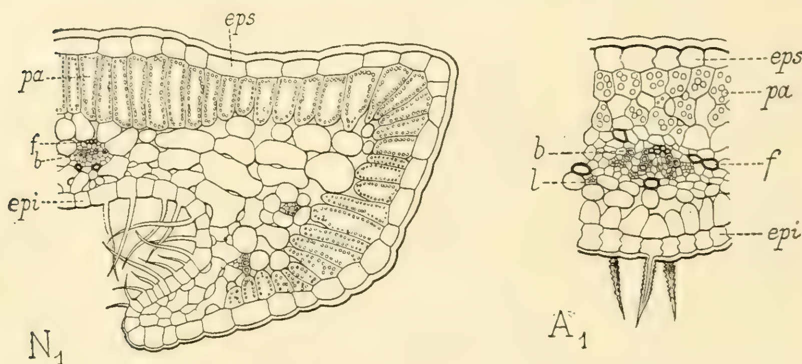



Fig. 127, 128 ($N_1$, $A_1$). — Régions médianes des coupes transversales représentées par les figures 123 et 124 : *b,l*, faisceau libéro-ligneux ; *f*, fibres ; *pa*, tissu palissadique ; *eps, epi*, épidermes (gr. 150).

sont remplacées par des poils deux à quatre fois plus longs et à parois minces.

Enfin, les nervures latérales s'espacent de façon irrégulière ; elles deviennent sinueuses et se bifurquent souvent, ce qui ne se produit pas dans l'organe sain.

La section transversale du limbe n'est pas moins intéressante : les bords ne sont plus arrondis, comme dans la feuille normale, mais allongés en ailes aiguës ; deux replis dorsaux délimitent, au-dessous de la nervure médiane, une gouttière longitudinale garnie de poils, plus largement ouverte à l'extérieur que dans la feuille saine ($A_1$, fig. 124).

Le tissu palissadique *pa* (en $A_1$, fig. 128) n'existe qu'à la

face supérieure du limbe : ses cellules sont courtes, irrégulières, peu serrées et elles contiennent un nombre restreint de très gros grains d'amidon.

Le faisceau libéro-ligneux médian possède de grands vaisseaux de bois *b*, en nombre quatre ou cinq fois supérieur à celui du limbe normal ; il est très étalé et entouré par plusieurs grosses fibres lignifiées *f*. Les petits faisceaux latéraux des nervures sont hypertrophiés et entourés, eux aussi, par de nombreuses fibres.

Les cellules épidermiques apparaissent peu modifiées.

*En résumé*, sous l'influence du *Myricomyia mediterranea*, la partie terminale de la tige de l'*Erica vagans* présente les modifications suivantes :

1° *Le parasite externe agit sur les entre-nœuds supérieurs qui restent très courts et s'épaississent (faisceaux vasculaires dissociés) ;*

2° *Les feuilles agglomérées s'allongent peu ; elles s'élargissent et deviennent chlorotiques (tissu palissadique mal développé, grains de chlorophylle très gros, faisceaux libéro-ligneux hyperplasiés).*

### **Erica arborea** L.

Cécidie produite par le *Perrisia ericina* F. Löw.

Cette cécidie a la forme d'un élégant bourgeon ovoïde de 10 à 12 millimètres de long sur 5 ou 6 millimètres de diamètre (E, fig. 129). Elle est constituée par un grand nombre de feuilles dont les externes sont courtes et fortement élargies (A, fig. 131). Au fur et à mesure qu'on se rapproche du centre de la galle, les feuilles deviennent de plus en plus grandes ; elles s'étalent en lames ou prennent un aspect filiforme et peuvent même dépasser la longueur des feuilles normales (10 millim. au lieu de 8).

Une larve unique, roussâtre, vit à l'aisselle des feuilles et se métamorphose dans la cécidie.

Cette galle est commune dans le midi de la France.

*Structure d'un entre-nœud anormal.* — L'extrémité du rameau qui porte la cécidie est renflée et les entre-nœuds restés courts s'épaississent. La modification anatomique qui en résulte est identique à celle que nous avons vue pour la galle précédente.

*Structure d'une feuille anormale.* — Les feuilles sont très modifiées par la présence du parasite.

La feuille normale a 0,8 millimètre de largeur; sa section est convexe à la face supérieure ($N_1$, fig. 132) et possède, sur

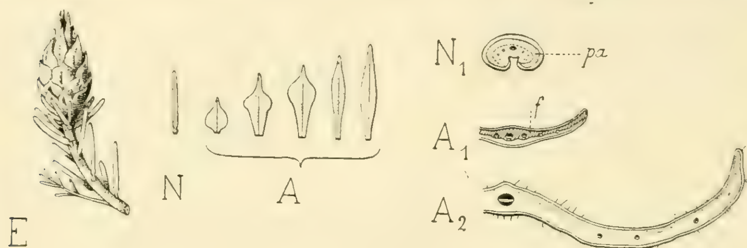



Fig. 129 (E). — Aspect de la diptérocécidie terminale de l'*Erica arborea* (gr. 1).
Fig. 130 (N). — Une feuille normale de la même Bruyère (gr. 1).
Fig. 131 (A). — Six feuilles anormales appartenant à la galle : celles de droite sont les plus internes (gr. 1).
Fig. 132 ($N_1$). — Coupe transversale schématique d'une feuille normale (gr. 15).
Fig. 133 ($A_1$). — Coupe transversale schématique d'une feuille anormale située au centre de la galle et caractérisée par de nombreuses fibres *f* (gr. 15).
Fig. 134 ($A_2$). — Coupe transversale schématique d'une feuille anormale située à la périphérie de la galle et très élargie (gr. 15).

*pa*, tissu palissadique.

l'autre face, un sillon presque complètement fermé, garni de longs poils. Les cellules épidermiques *ep* (en $N_1$, fig. 135) se présentent excessivement grandes et munies d'une épaisse cuticule. Par contre, les cellules du tissu en palissade *pa* sont très allongées et fort minces; les faisceaux libéro-ligneux des nervures sont petits, peu riches en vaisseaux et entourés chacun d'un endoderme bien net *end*.

Les feuilles centrales de la cécidie s'allongent et deviennent trois fois aussi larges environ que les feuilles normales ($A_1$, fig. 133); elles sont presque planes, un peu bombées

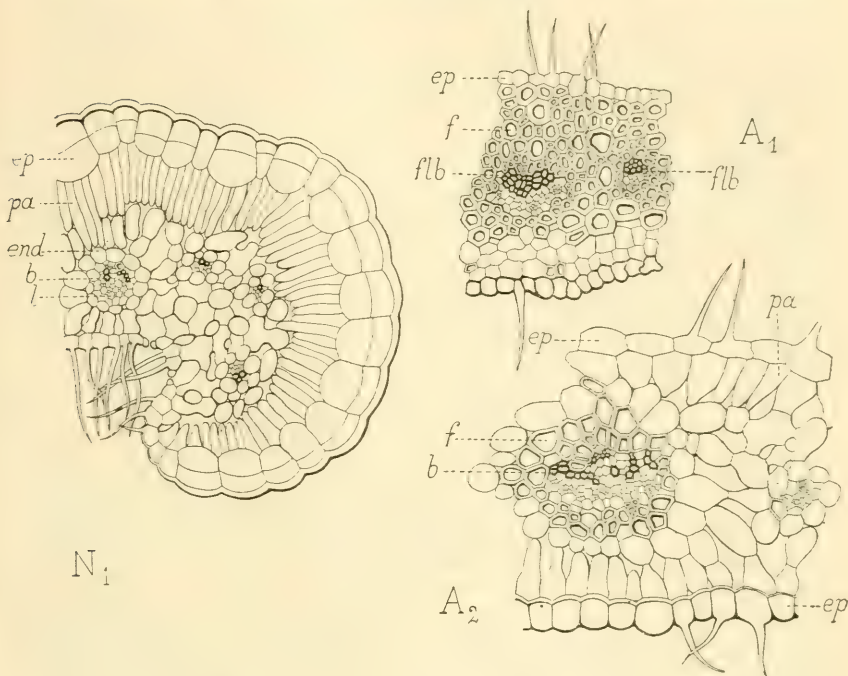



Fig. 135 ($N_1$). — Moitié de la coupe transversale d'une feuille normale d'*Erica arborea* (gr. 150).

Fig. 136 ($A_1$). — Région médiane de la coupe transversale d'une feuille interne de la galle (gr. 150).

Fig. 137 ($A_2$). — Région médiane de la coupe transversale d'une feuille externe de la cécidie (gr. 150).

*flb*, *b*, *l*, faisceau vasculaire; *f*, fibres; *end*, endoderme; *pa*, tissu palissadique; *ep*, épiderme.

seulement au milieu de la face supérieure et munies de deux moitiés de limbe s'amincissant progressivement vers les bords. Il n'y a plus aucune apparence de sillon sur la face dorsale.

De bonne heure, le développement du limbe est arrêté : le tissu palissadique ne se différencie pas et fait place à de nombreuses fibres (*f*, en $A_1$, fig. 136), à parois épaisses, qui

enveloppent d'une façon complète les faisceaux libéro-ligneux des nervures *flb*. Les cellules épidermiques *ep* restent beaucoup plus petites que les cellules normales (12 μ au lieu de 30 μ) : leurs parois sont minces et la plupart d'entre elles s'étirent en de longs poils effilés. Les cellules de l'épiderme inférieur se cutinisent fortement.

Les feuilles situées à la périphérie de la galle ont une structure bien différente ($A_2$, fig. 134). Leur largeur atteint parfois 3 millimètres ; elles conservent la même épaisseur que la feuille normale au niveau de la nervure médiane, mais les deux moitiés du limbe s'étalent en lames sinueuses. Leurs faces sont couvertes de petits poils effilés et aussi de grandes cellules épidermiques *ep* (en $A_2$, fig. 137), très irrégulières, à parois épaisses et lignifiées.

Le tissu chlorophyllien *pa* existe de place en place ; il est composé surtout de grosses cellules courtes, obtuses, étroitement appliquées par leur large base aux cellules de l'épiderme supérieur ; les chloroleucites y sont gros et peu nombreux.

Les faisceaux libéro-ligneux des nervures, en particulier celui de la région médiane, deviennent volumineux et irréguliers ; une rangée de grosses cellules endodermiques claires ne les enveloppe plus, comme cela avait lieu dans la feuille normale ; ils possèdent malgré cela une gaine de fortes fibres sclérifiées *f*, ainsi que le montre la figure 137. Leurs vaisseaux ligneux *b* sont assez nombreux.

*En résumé*, sous l'influence du *Perrisia ericina*, la région terminale de la tige de l'*Erica arborea* présente les modifications suivantes :

1° *Les parasites externes agissent sur les entre-nœuds supérieurs qui ne s'allongent pas et s'épaississent ;*

2° *Les feuilles agglomérées restent très courtes à la périphérie de la galle et s'élargissent (tissu palissadique peu développé, faisceaux libéro-ligneux hypertrophiés et entourés de fibres).*

## Erica scoparia L.

Cécidie produite par le *Perrisia ericæ-scopariæ* Duf.

Cette belle diptérocécidie de la Bruyère à balai consiste en un large amas de feuilles pouvant atteindre la grosseur d'une noix et situé à l'extrémité des rameaux (E, fig. 138). A l'aisselle de la plupart des feuilles se trouvent de petits

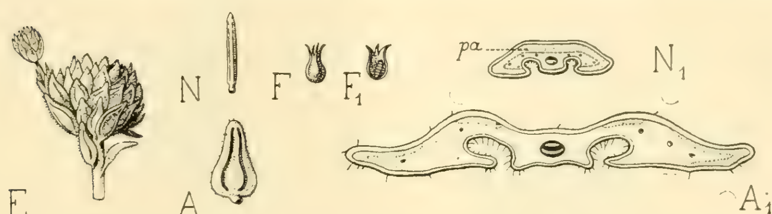



Fig. 138 (E). — Aspect de la diptérocécidie terminale de l'*Erica scoparia* (gr. 0,5).
Fig. 139 (N). — Une feuille normale de la même Bruyère (gr. 1).
Fig. 140 (A). — Une feuille hypertrophiée vue par la face externe (gr. 1).
Fig. 141 (F). — Calice parasité et sclérifié situé entre les feuilles de la galle (gr. 1).
Fig. 142 ($F_1$). — Coupe longitudinale de ce calice pour montrer la larve (gr. 1).
Fig. 143 ($N_1$). — Coupe transversale schématique d'une feuille normale (gr. 15).
Fig. 144 ($A_1$). — Coupe semblable pour une feuille parasitée (gr. 15).

*pa*, tissu palissadique.

calices durs, devenus ligneux (F et $F_1$, fig. 141 et 142), qui contiennent chacun une larve.

La présence de la galle à l'extrémité du rameau favorise le développement des petites pousses latérales, souvent parasitées elles-mêmes, ce qui donne à l'ensemble de la déformation un aspect très curieux (E, fig. 138).

J'ai recueilli cette galle à Goudargues (Gard), le 25 septembre 1898 ; elle semble fort commune dans le midi de la France.

Les entre-nœuds supérieurs de la tige sont très raccourcis.

Les feuilles anormales augmentent de taille et peuvent atteindre jusqu'à 12 millimètres de longueur, au lieu de 9 millimètres (comparer N et A, fig. 139 et 140), 4, 5 millimètres de largeur (comparer $N_1$ et $A_1$, fig. 143 et 144) et un poids cinq ou six fois supérieur au poids normal. Elles présentent alors une forme bien spéciale : pointues au

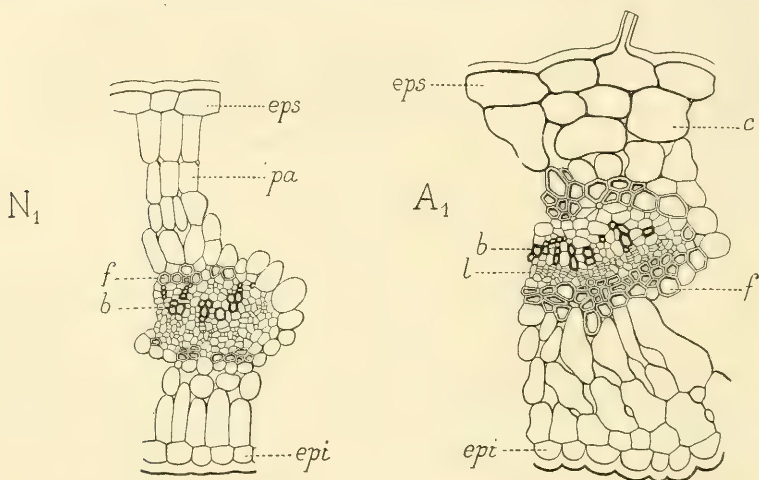



Fig. 145 ($N_1$). — Région médiane de la coupe transversale d'une feuille normale d'*Erica scoparia* (gr. 150).

Fig. 146 ($A_1$). — Partie correspondante d'une feuille hypertrophiée (gr. 150).

*b, l,* faisceau libéro-ligneux ; *f,* fibres ; *pa,* tissu palissadique ; *c,* cellules modifiées ; *eps, epi,* épidermes.

sommet, elles sont élargies dans la région basilaire et munies de deux sillons aérifères dorsaux bien développés et largement ouverts.

Une coupe transversale du limbe parasité, pratiquée dans la région la plus dilatée, montre que la feuille s'est peu épaissie. Le tissu palissadique est faiblement différencié et représenté par de grandes cellules irrégulières (*c*, en $A_1$, fig. 146) contenant quelques chloroleucites. Comme dans les deux cécidies étudiées plus haut, les faisceaux des nervures sont hypertrophiés et entourés d'une forte couche de fibres *f*.

Enfin, les cellules épidermiques anormales *eps* acquièrent une taille deux fois supérieure à la taille normale, mais conservent une paroi externe épaisse.

*En résumé*, sous l'influence du *Perrisia ericæ-scopariæ*, la partie terminale de la tige de l'*Erica scoparia* présente les modifications suivantes :

1° *Le parasite externe agit sur les entre-nœuds supérieurs qui restent très courts et s'épaississent;*

2° *Les feuilles agglomérées s'élargissent beaucoup* (*tissu palissadique peu différencié, faisceaux hypertrophiés à gaine fibreuse, cellules épidermiques très agrandies*).

### Résumé du Chapitre II, relatif aux cécidies caulinaires terminales, a entre-nœuds très raccourcis, produites par un parasite externe.

De l'étude détaillée des huit cécidies précédentes nous pouvons déduire les caractères communs suivants :

1° Les parasites sont externes et situés à l'extrémité de la tige, à la place du bourgeon terminal ou à l'aisselle des feuilles supérieures;

2° L'action cécidogène qu'ils engendrent agit directement sur les entre-nœuds terminaux qui restent très courts et s'épaississent ;

3° Les feuilles terminales du rameau sont agglomérées en une sorte de bourgeon ou d'artichaut, fortement élargies à la base, épaissies, raccourcies et souvent pileuses ; leur parenchyme tend à devenir homogène (disparition du tissu palissadique) et leurs faisceaux libéro-ligneux sont, en général, très hypertrophiés.

Les figures 147 et 148 représentent d'une façon schématique les galles du deuxième chapitre, en section longitudinale (L) et en section transversale (T). Le parasite *z* est placé à l'extérieur de la tige, à l'aisselle des feuilles *fe* ; il développe dans toutes les directions une action cécidogène $\alpha$ qui agit sur le limbe et en amène l'hypertrophie symétriquement par rapport au plan $\pi$ déterminé par l'axe de la tige et par le parasite.

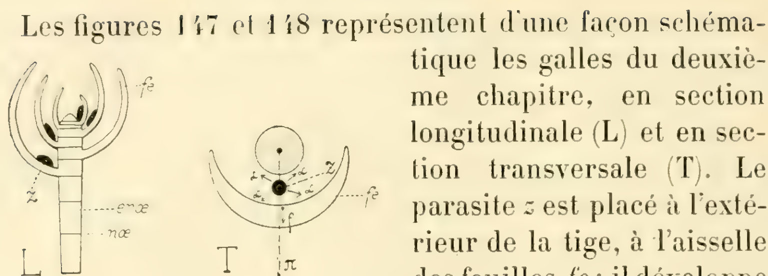



Fig. 147, 148 (L, T). — Schémas indiquant les relations qui existent entre la tige et la cécidie, lorsque le parasite *z* est externe, situé à l'aisselle des feuilles terminales *fe*, et qu'il provoque un fort raccourcissement des entre-nœuds supérieurs *enœ* ; $\alpha$, action cécidogène ; $\rho$, réaction végétale ; $\pi$, plan de symétrie de la feuille.

## CHAPITRE III

### Cécidies caulinaires terminales produites par un parasite interne.

Il n'existe qu'un nombre très restreint de cécidies terminales dues à des parasites logés dans l'intérieur de la tige. Elles sont, en général, engendrées par des Hyménoptères appartenant au genre *Isosoma*, de la famille des Chalcidides, bien que la plupart des représentants de ce genre soient parasites des insectes ; un certain nombre d'entre eux se sont adaptés peu à peu au parasitisme purement végétal.

J'étudierai dans ce chapitre deux cécidies produites par ces Hyménoptères : la première, d'aspect lâche, située à l'extrémité des pousses de l'*Agropyrum repens*, est l'œuvre de l'*Isosoma graminicola* ; l'autre est due à un *Isosoma* et détermine une galle plus serrée sur l'*Agropyrum junceum*.
Enfin, de pareilles déformations sont parfois engendrées par des diptères appartenant à la famille des Muscides : c'est ce que nous montrera la galle du Chiendent produite par la larve du *Lonchæa lasiophthalma*.

Toutes ces cécidies terminales à parasite interne ont été envisagées jusqu'à présent au seul point de vue systématique par Giraud, Wagner, Macquart, Schlechtendal, etc. Quelques détails anatomiques concernant la structure de la paroi dans les galles des *Isosoma* sont donnés par G. Hieronymus dans ses Beiträge [90, nos 605, 606, 609, etc.]; enfin Arthur Weisse [02, p. 628-630, pl. XIII B, fig. 16], dans un travail plus récent, a étudié la disposition des feuilles de la cécidie du *Psamma arenaria*.

## **Agropyrum (Triticum) repens** Palisot de B.

Cécidie produite par l'*Isosoma graminicola* Giraud.

Le Chiendent rampant présente souvent une fort belle acrocécidie due à une larve d'*Isosoma*. Cette déformation consiste en un renflement allongé de l'extrémité de la tige (fig. 149, E), comprenant trois ou quatre entre-nœuds raccourcis qui s'épaississent et sont enveloppés par les feuilles terminales ; celles-ci restent plus courtes que les feuilles normales ; leur limbe est réduit et leur gaine raccourcie très élargie.

Du point végétatif, la larve d'*Isosoma* gagne la moelle pour se creuser une cavité (en L, fig. 150) qui s'allonge au fur et à mesure que la tige croît.

Cette cécidie était abondante à Wimereux (Pas-de-Calais) en octobre 1897.

*Structure de l'entre-nœud normal.* — La tige normale possède une section circulaire et un diamètre de 1.3 millimètre environ. On y remarque, en dehors des faisceaux libéro-ligneux isolés dans la moelle, un cercle très marqué de faisceaux encore très gros (*flb*, en N, fig. 151), entourés chacun d'une couche de fibres à parois épaisses et lignifiées ; ces faisceaux sont réunis les uns aux autres par un anneau de fortes fibres, au milieu desquelles sont plongés d'autres faisceaux plus petits *flb'*.

Les cellules situées en dehors de l'anneau scléreux sont toutes lignifiées et à parois épaisses ; elles sont remplacées de place en place par des cellules renfermant de la chlorophylle *cl* (en N, fig. 153).

*Structure de l'entre-nœud anormal.* — La coupe transversale de la tige parasitée, pratiquée au milieu de la cécidie,

a 2,5 millimètres de diamètre (au lieu de 1,3) : son contour est assez irrégulier (A, fig. 152). Au centre se trouve une cavité larvaire *chl* entourée d'un tissu très cloisonné, riche en matières nutritives. Tous les éléments cellulaires contenus dans la section restent cellulosiques, à l'exception des grands vaisseaux du bois *b* dont la lignification est précoce.

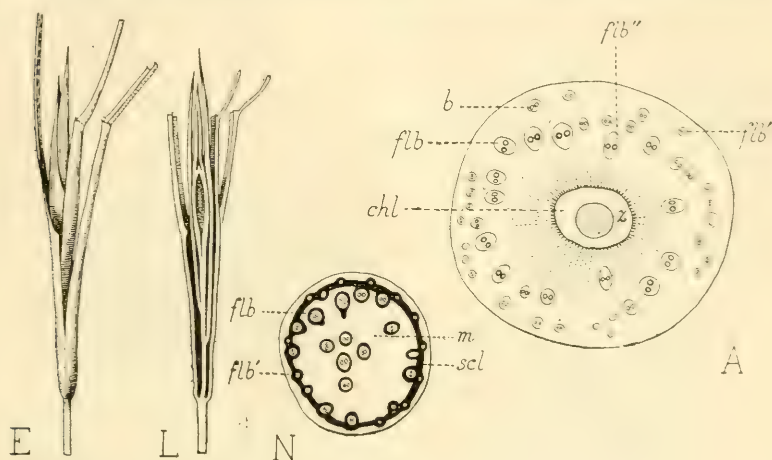



Fig. 149 (E). — Aspect de la galle de l'*Agropyrum repens* (gr. 0,5).
Fig. 150 (L). — Coupe longitudinale de la cécidie de la même plante (gr. 0,5).
Fig. 151 (N). — Schéma de la coupe transversale de la tige normale (gr. 15).
Fig. 152 (A). — Schéma de la coupe transversale de la tige parasitée (gr. 15).

*flb*, *flb′*, *flb″*, faisceaux libéro-ligneux ; *b*, bois ; *scl*, sclérenchyme ; *m*, moelle ; *chl*, chambre larvaire ; *z*, larve d'*Isosoma*.

Les gros faisceaux libéro-ligneux isolés (*flb″*, par exemple) situés dans la moelle perdent l'aspect arrondi qu'ils possèdent à l'état normal ; ils s'allongent vers la cavité centrale. Les faisceaux plus externes *flb*, *flb′* sont assez irréguliers : leurs gros vaisseaux *v* (en A, fig. 154) ont des sections nettement polygonales et les cellules de la gaine, dont les dimensions varient beaucoup, possèdent des membranes minces, non lignifiées.

Il en est de même pour toutes les cellules comprises entre les faisceaux *flb* les plus externes : elles se multiplient activement, leurs parois restant minces et cellulosiques.

Enfin, à l'extérieur des faisceaux, les tissus de la coupe anormale sont des plus homogènes : le tissu chlorophyllien ne se différencie pas et les cellules épidermiques conservent des parois peu épaisses, non lignifiées.

Aux environs immédiats de la chambre larvaire *chl*, les cellules possèdent un protoplasma granuleux abondant et elles contiennent des noyaux hypertrophiés.

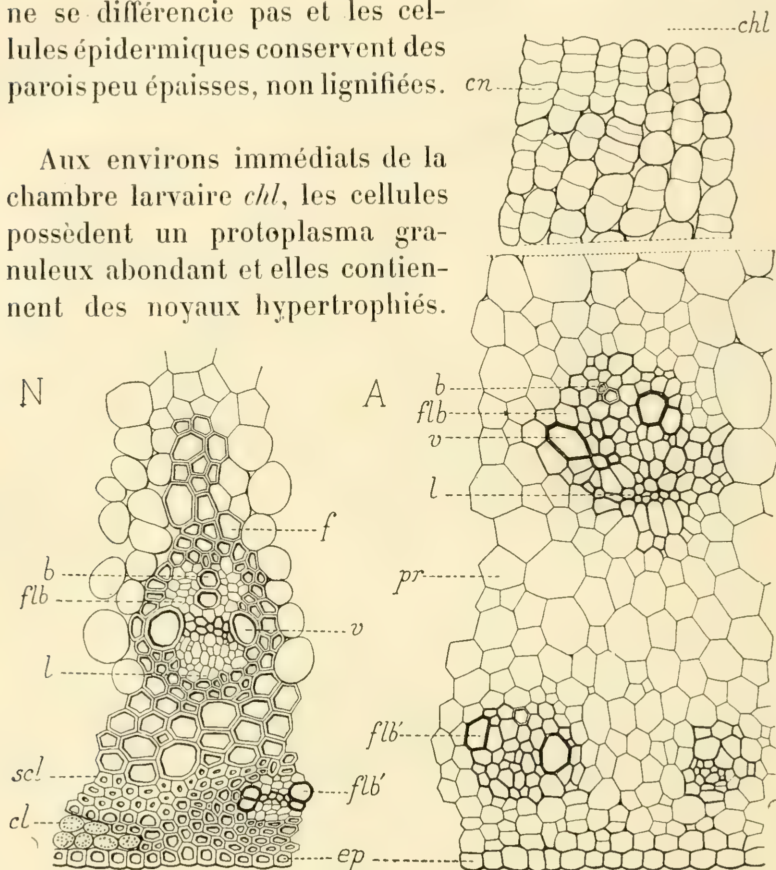



Fig. 153 (N). — Partie de la coupe transversale de la tige normale de l'*Agropyrum repens* (gr. 150).

Fig. 154 (A). — Partie de la coupe transversale de la tige renflée représentée par la figure 152 (gr. 150).

*flb, flb'*, faisceaux libéro-ligneux; *v, b*, bois; *l*, liber; *scl*, sclérenchyme; *pr*, parenchyme; *cl*, tissu chlorophyllien; *ep*, épiderme; *cn*, couche nourricière; *chl*, chambre larvaire.

Soumises à un rapide cloisonnement qui se propage entre les faisceaux libéro-ligneux, ces cellules se montrent empilées en files radiales *cn* : leur ensemble constitue ainsi une véritable couche nourricière pour la larve.

*Structure de la gaine anormale.* — Les gaines des feuilles anormales entourant la partie renflée de la tige sont raccourcies de moitié, mais par contre élargies considérablement.

Dans une gaine normale (N, fig. 155), les faisceaux libéroligneux sont arrondis, assez gros *v*, *b* et entourés chacun

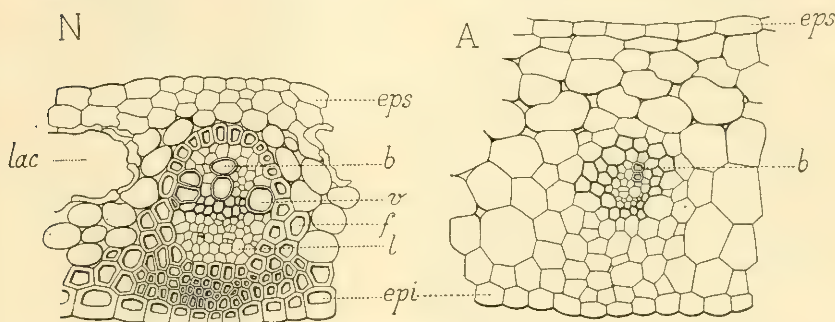



Fig. 155 (N). — Portion centrale de la coupe transversale de la gaine normale de l'*Agropyrum repens* (gr. 150).

Fig. 156 (A). — Région correspondante de la gaine anormale (gr. 150).

*b*, *v*, vaisseaux ligneux du faisceau médian; *l*, liber; *f*, fibres; *lac*, lacunes; *eps*, *epi*, épidermes.

d'un cercle de fibres *f* réuni aux cellules lignifiées et épaissies de l'épiderme inférieur *epi*. De grandes lacunes *lac* existent entre les faisceaux.

L'aspect de la section est tout différent dans la gaine anormale (A, fig. 156); l'épaisseur de celle-ci a peu augmenté, il est vrai, mais sa largeur est beaucoup plus grande. Les lacunes ont disparu et un tissu homogène remplit l'intervalle compris entre les faisceaux des nervures. Les faisceaux eux-mêmes sont petits; leur région ligneuse est réduite à quelques vaisseaux étroits *b*, à parois lignifiées; quant au liber, il est presque complètement atrophié. Autour de chaque faisceau et au voisinage de l'épiderme inférieur les cellules ne sont pas transformées en fibres; leurs parois s'épaississent peu.

L'action parasitaire influence à peine les cellules épidermiques qui s'élargissent sans augmenter les dimensions de leurs parois.

*En résumé*, sous l'influence de l'*Isosoma graminicola*, la région terminale de la tige de l'*Agropyrum repens* présente les modifications suivantes :

1° *Le parasite interne, situé dans l'axe de la tige près du sommet, engendre une action cécidogène assez intense : les entre-nœuds supérieurs restent courts et s'épaississent, les faisceaux vasculaires sont déformés et la lignification des tissus est retardée ;*

2° *Les feuilles agglomérées ont une gaine raccourcie, très élargie, à tissu homogène non lignifié et à petits faisceaux atrophiés non enveloppés de fibres.*

### **Agropyrum (Triticum) junceum** Palisot de B.

Cécidie produite par un *Isosoma*.

Une cécidie assez semblable à celle qui vient d'être décrite plus haut se rencontre à l'extrémité des tiges de l'*Agropyrum junceum*, le Chiendent des dunes. Les feuilles qui la composent sont réduites à leurs gaines emboîtées, surmontées d'un court limbe. Aussi cette galle présente-t-elle un aspect serré (fig. 157, E) qui lui donne beaucoup de ressemblance avec la déformation bien connue et très commune que l'*Isosoma hyalipenne* détermine sur le *Psamma arenaria* ; cependant la cécidie de l'*Agropyrum junceum* est beaucoup plus rare et engendrée par un *Isosoma*, non encore spécifié, que l'on tient parfois pour identique à l'*Isosoma graminicola*.

J'ai recueilli cette jolie cécidie à Wimereux (Pas-de-Calais) dans la dune qui avoisine le vieux port ; elle était particulièrement abondante en juillet 1898. Trail l'a signalée plus au nord, en Écosse, dès 1878.

*Structure de l'entre-nœud anormal.* — Par suite de la présence de la grosse larve d'*Isosoma* dans la grande chambre larvaire qui occupe la région médiane de l'extré-

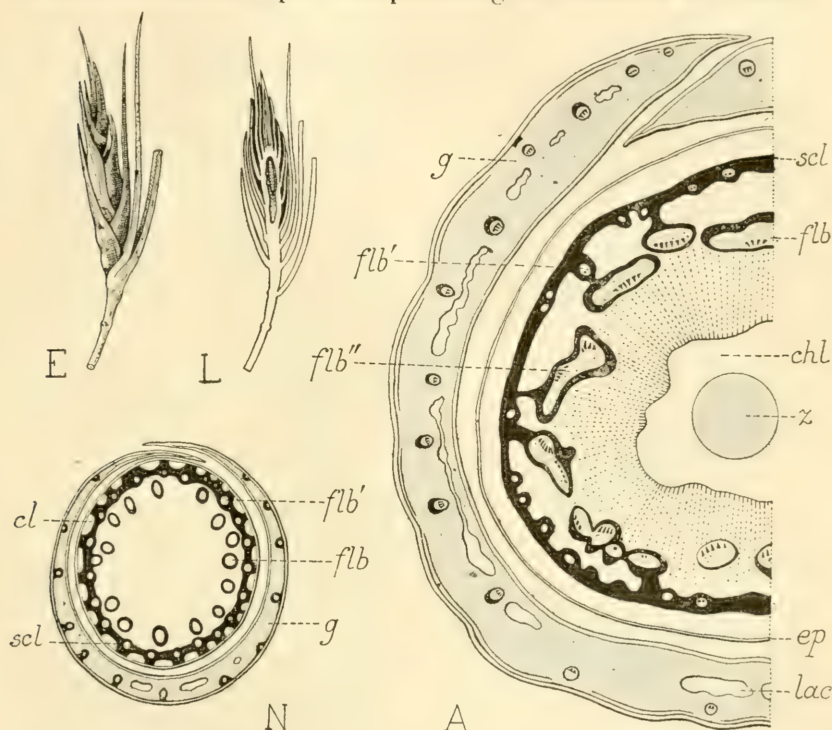



Fig. 157 (E). — Aspect de la cécidie terminale de l'*Agropyrum junceum* (gr. 0,5).
Fig. 158 (L). — Coupe longitudinale de la même galle (gr. 0,5).
Fig. 159 (N). — Schéma de la coupe transversale d'un entre-nœud normal et de la gaine foliaire correspondante (gr. 15).
Fig. 160 (A). — Schéma de la coupe transversale pratiquée au milieu de la galle (gr. 15).

*flb*, *flb'*, faisceaux libéro-ligneux hypertrophiés ; *flb''*, faisceau désorienté ; *scl*, sclérenchyme ; *cl*, tissu chlorophyllien ; *g*, gaine ; *ep*, épiderme ; *lac*, lacune ; *chl*, chambre larvaire ; *z*, larve d'*Isosoma*.

mité de la tige (L, fig. 158), les entre-nœuds terminaux restent très courts et s'épaississent. Aussi une coupe transversale pratiquée au niveau du parasite présente-t-elle, avec un contour à peu près circulaire, un très grand diamètre (4,6 millimètres au lieu de 1,6 ; comparer les figures 159 et 160, N et A).

La chambre larvaire *chl* (en A, fig. 160 et en $A_2$, fig. 164) est irrégulière et enveloppée par les cellules médullaires cloisonnées transversalement et alignées en nombreuses files rayonnantes : ces abondantes cellules à gros noyaux hypertrophiés et à protoplasma granuleux constituent pour le parasite une véritable couche nourricière *cn*.

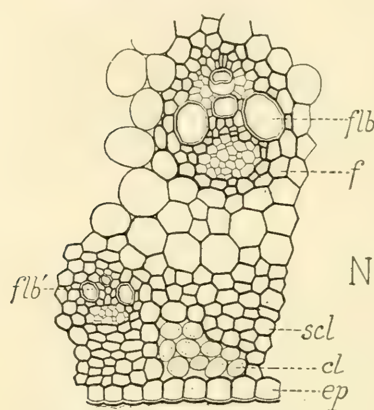



Fig. 161 (N). — Partie de la coupe transversale de la tige normale de l'*Agropyrum junceum* représentée par la figure 159 : *flb*, *flb'*, faisceaux libéro-ligneux ; *f*, fibres ; *scl*, sclérenchyme ; *cl*, tissu chlorophyllien ; *ep*, épiderme (gr. 150).

L'actif cloisonnement des cellules médullaires entraîne d'intéressantes modifications dans l'anatomie de la région vasculaire. Les faisceaux libéro-ligneux les plus voisins du centre (*flb*, en A, fig. 160) perdent non seulement leur disposition régulière en cercle, mais encore leur forme à peu près ovale : sans augmenter leur diamètre radial ils s'étalent tangentiellement jusqu'à atteindre sept ou huit fois la largeur ordinaire. Cette modification est accompagnée d'une multiplication et d'un éparpillement des vaisseaux ligneux (*b*, en A, fig. 162) dont les dimensions sont réduites par rapport aux éléments normaux ; les deux grands vaisseaux latéraux si caractéristiques des faisceaux non parasités ne sont même plus reconnaissables. Le liber *l* évolue de la même façon que le bois et s'étale comme lui ; il reste en contact vers l'extérieur avec la plus grande partie des fibres sclérifiées à parois minces, mais à grande section, qui représentent la gaine fibreuse du faisceau normal.

La plupart des faisceaux libéro-ligneux internes conservent l'orientation normale que nous venons de décrire,

c'est-à-dire un bois interne par rapport au liber, malgré la déformation considérable qu'ils subissent. Quelques-uns

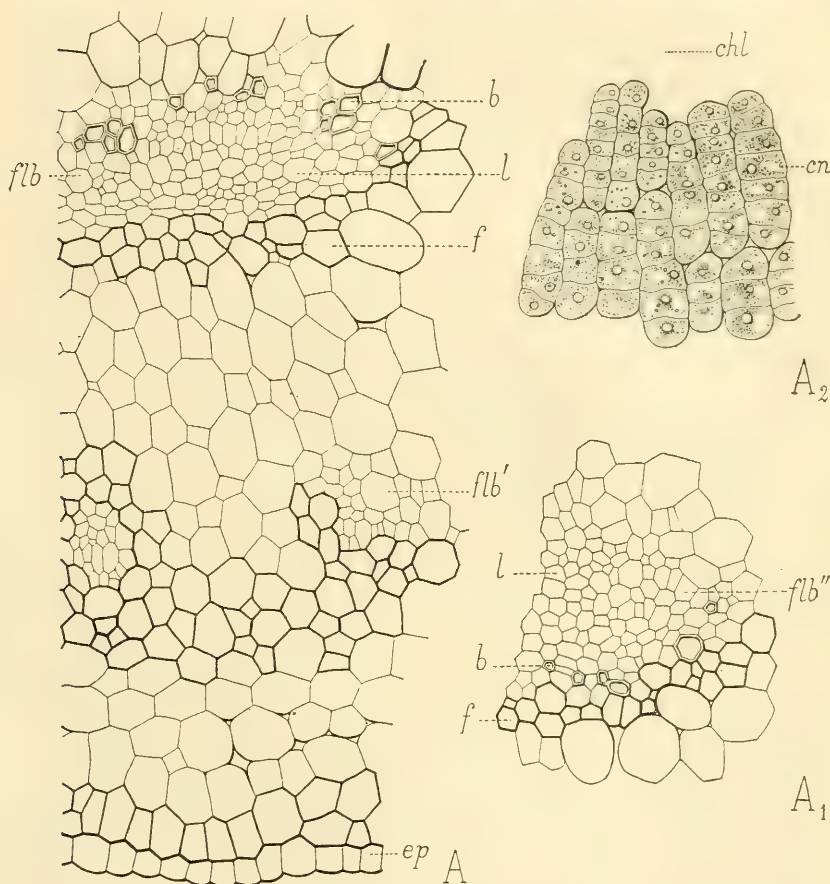



Fig. 162 (A). — Région externe de la coupe transversale de la tige anormale de l'*Agropyrum junceum* représentée par la figure 160; on y voit les deux petits faisceaux *flb'* et un faisceau plus central *flb*, étalé tangentiellement (gr. 150).

Fig. 163 ($A_1$). — Partie du faisceau *flb''* représenté dans la figure 160; il est complètement désorienté (gr. 150).

Fig. 164 ($A_2$). — Couche nourricière *cn* située autour de la cavité larvaire *chl* de la galle (gr. 150).

*b*, *l*, faisceau; *f*, fibres; *ep*, épiderme.

cependant, comme celui qui est dessiné en *flb''* (fig. 160 et 163), présentent parfois une désorientation complète : les

vaisseaux ligneux *b* se trouvent alors en contact avec les fibres externes de la gaine. Il semble ainsi que le faisceau ait tourné de 180° dans sa gaine.

Les faisceaux vasculaires périphériques (*flb'*, en A, fig. 160) et la région plus externe de la tige présentent des modifications semblables à celles que nous avons constatées dans

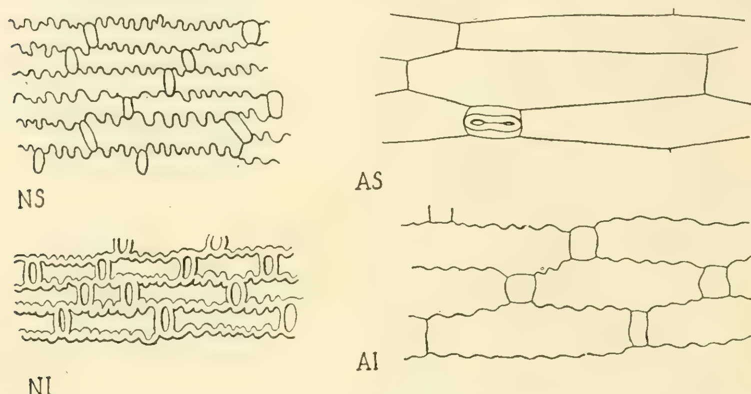



Fig. 165 à 168 (NS, AS, NI, AI). — Épidermes normaux et anormaux des gaines saine et parasitée de l'*Agropyrum junceum* (gr. 150).

la cécidie précédente : il y a hypertrophie générale de tous les éléments et arrêt dans leur différenciation ; les faisceaux possèdent des cellules ligneuses et libériennes peu évoluées et des fibres à peine lignifiées ; les cellules scléreuses ont des parois minces ; le tissu chlorophyllien ne se distingue plus et les cellules épidermiques sont grandes, à paroi externe mince, non lignifiée.

*Structure de la gaine anormale.* — Comme le montre la comparaison des figures d'ensemble 159 et 160, la gaine parasitée est beaucoup plus développée que la gaine saine. L'accroissement en épaisseur de la gaine anormale jeune provient de l'hypertrophie générale de tous les éléments des tissus. Les parois des cellules épidermiques perdent leurs sinuosités (comparer les figures 165 à 168) et s'accroissent non seulement en longueur, mais encore en largeur ;

l'épaisseur des parois diminue beaucoup. Les cellules épidermiques inférieures ne sont plus réunies aux faisceaux libéro-ligneux par plusieurs couches de fibres comme cela a lieu dans la gaine saine ; elles se lignifient cependant assez fortement.

Les faisceaux, eux aussi, s'isolent, s'arrondissent et s'entourent de cellules lignifiées irrégulières : leur bois est peu différencié et possède seulement de quatre à sept petits vaisseaux de tailles semblables, polygonaux, à faible section. Ces faisceaux sont plongés dans un parenchyme lâche dont les cellules ne contiennent que de rares grains d'amidon. De grandes lacunes se creusent de bonne heure entre les faisceaux au sein de ce parenchyme lacuneux.

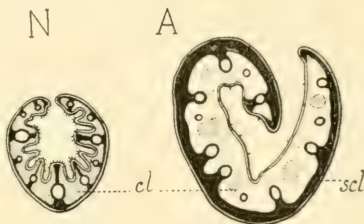



Fig. 169 (N). — Coupe transversale schématique du limbe normal de l'*Agropyrum junceum* (gr. 15).
Fig. 170 (A). — Coupe transversale schématique du limbe parasité (gr. 15).
*cl*, tissu chlorophyllien ; *scl*, sclérenchyme.

*Structure du limbe anormal.* — Le limbe parasité est très court et plus large que le limbe normal, car il suit l'accroissement de la gaine. En section transversale (comparer les figures 169 et 170, N et A), il se présente très irrégulier de forme et assez épaissi ; sa face supérieure n'offre plus les carènes et les profonds sillons qui caractérisent le limbe normal ; quelques rares poils se voient çà et là.

Les faisceaux acquièrent presque tous le même aspect (fig. 170) et la nervure médiane devient difficile à distinguer des nervures latérales, ce qui entraîne la disparition du plan de symétrie du limbe. Ces faisceaux sont, en outre, entourés par un anneau fibreux très net et réunis les uns aux autres, le long de l'épiderme externe, par une épaisse couche scléreuse *scl* (en A, fig. 170). Entre les faisceaux, les amas chlorophylliens *cl* perdent leur aspect régulier et leur distribution uniforme ; parfois ils ne se différencient pas.

*En résumé*, sous l'influence d'un *Isosoma*, la région terminale de l'*Agropyrum junceum*, présente les modifications suivantes :

1° *Le parasite interne situé près du sommet de la tige engendre une action cécidogène très puissante : les entre-nœuds supérieurs restés courts s'épaississent beaucoup (faisceaux libéro-ligneux hypertrophiés et parfois désorientés ; lignification des tissus peu accentuée ; abondante couche nourricière autour de la chambre larvaire) ;*

2° *Les feuilles agglomérées en une touffe serrée ont une gaine raccourcie, élargie, à tissu homogène peu lignifié ; le limbe très court est épaissi et ses tissus sont arrêtés dans leur différenciation.*

## **Cynodon Dactylon** Pers.

Cécidie produite par le *Lonchæa lasiophthalma* Macq.

Cette cécidie si curieuse est bien connue sous le nom de *galle en tresse* (E, fig. 171). Elle provient du raccourcissement très accentué, sous l'influence de la grosse larve du *Lonchæa*, d'un grand nombre d'entre-nœuds situés à l'extrémité de la pousse ; ces entre-nœuds, un peu épaissis ($E_2$, L, fig. 173 et 174), sont enveloppés par des feuilles atrophiées, arrêtées dans leur développement, à limbe très court (*lb*, en F, fig. 175) et à gaine *g*, large à la base, de couleur vert clair, insérée sur le nœud hypertrophié. Les feuilles étroitement imbriquées donnent à la cécidie son aspect caractéristique.

Au sommet de la galle en tresse, le limbe des feuilles se réduit à une petite pointe vert foncé n'ayant guère qu'un millimètre de longueur. Les dimensions des gaines et des limbes augmentent au fur et à mesure qu'on se rapproche des feuilles restées normales, c'est-à-dire de la base de la galle, comme l'indique la figure 172 ($E_1$).

Une section longitudinale de la cécidie (L, fig. 174)

montre la cavité assez allongée, située près du sommet, qui contient la larve.

*Structure de l'entre-nœud anormal.* — La structure d'une jeune tige parasitée ressemble beaucoup à celle qui a été décrite plus haut pour l'*Agropyrum repens*.

Dans la galle âgée, la cavité larvaire *chl* (en A, fig. 181) est très grande et irrégulière ; ses bords sont garnis de longues cellules rayonnantes *cn* qui possèdent cha-

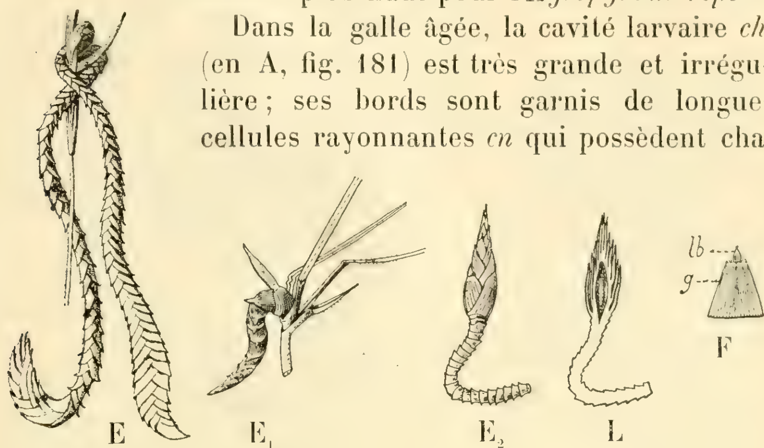



Fig. 171 (E). — Aspect de la cécidie en tresse du *Cynodon Dactylon* (gr. 1).

Fig. 172 ($E_1$). — Vue extérieure d'une jeune galle (gr. 0,5).

Fig. 173 ($E_2$). — Extrémité d'une galle ; les feuilles inférieures ont été enlevées (gr. 0,5).

Fig. 174 (L). — Coupe longitudinale de la déformation précédente (gr. 0,5).

Fig. 175 (F). — Feuille anormale étalée montrant la gaine *g* très élargie et le limbe réduit *lb* (gr. 0,5).

cune plusieurs cloisons tangentielles et qui contiennent, avec des noyaux un peu hypertrophiés, de nombreux granules d'amidon *am*.

Tous les éléments de la tige anormale sont déformés et hypertrophiés. Les faisceaux libéro-ligneux *flb* les plus proches du parasite s'allongent en direction radiale et s'entourent d'une forte gaine de fibres lignifiées *f*. Quant aux cellules situées entre le cercle le plus externe de faisceaux et l'épiderme, elles se cloisonnent avec activité et peuvent acquérir une taille deux ou trois fois supérieure à la taille normale. Enfin, les cellules épidermiques *ep*

modifient peu leurs dimensions, mais épaississent très fort leurs parois (comparer les figures N et A, 180 et 181).

*Structure de la gaine anormale.* — La gaine des feuilles anormales est en général arrêtée dans son développement

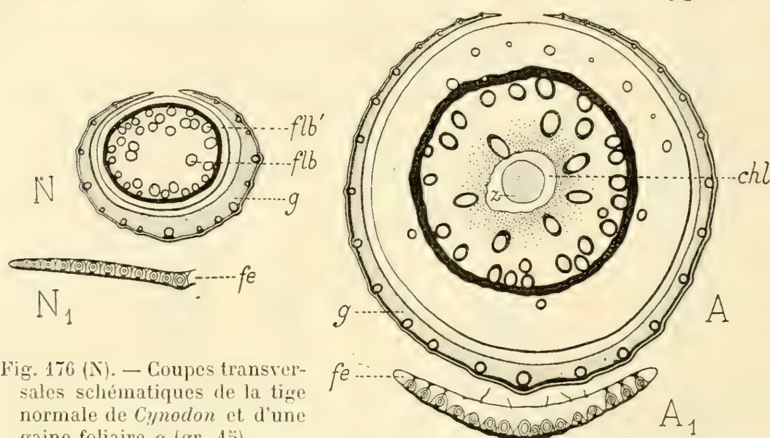



Fig. 176 (N). — Coupes transversales schématiques de la tige normale de *Cynodon* et d'une gaine foliaire *g* (gr. 15).

Fig 177 (A). — Schéma identique pour la tige parasitée renflée et pour une gaine anormale (gr. 15).

Fig. 178 ($N_1$). — Schéma de la coupe transversale du limbe d'une feuille normale de *Cynodon* (gr. 15).

Fig. 179 ($A_1$). — Schéma correspondant pour une feuille parasitée (gr. 15).

*flb*, *flb'*, faisceaux libéro-ligneux; *g*, gaine; *fe*, feuille; *chl*, chambre larvaire; *z*, larve de *Lonchæa*.

en longueur : elle réagit alors à l'action parasitaire en s'élargissant beaucoup; de cette façon elle suit l'accroissement en diamètre du nœud de la tige sur lequel elle est insérée et peut atteindre parfois 11 millimètres de large (fig. 175, F) au lieu des 3 millimètres qu'elle possède d'ordinaire.

La gaine anormale ne s'accroît pas non plus en épaisseur ($A_1$, fig. 183). Ses faisceaux libéro-ligneux s'allongent en direction radiale par rapport au parasite; ils s'enveloppent de fibres *f* très agrandies vers la face supérieure et de cellules endodermiques *end* à contour sinueux. De plus, les fibres qui unissent chaque faisceau à l'épiderme inférieur apparaissent plus nombreuses.

L'accroissement en largeur de la gaine anormale est dû surtout à l'augmentation du nombre des nervures de la gaine saine. Dans les échantillons âgés, les cellules situées entre les faisceaux se résorbent en partie et de grandes lacunes *lac* apparaissent.

Les cellules épidermiques des deux faces de la gaine anormale conservent leur largeur, mais leur longueur est réduite de moitié.

*Structure du limbe anormal.* — Les modifications anatomiques qui se produisent dans le limbe atrophié (*lb*, en F, fig. 175) surmontant la gaine parasitée sont très curieuses. Non seulement le limbe ne se développe pas en longueur (2 millimètres par exemple au lieu de 100), mais il atteint à peine la largeur normale ; par contre, il s'épaissit et au niveau de la nervure médiane il acquiert une dimension double (220 μ au lieu de 130); quelques poils apparaissent à la face supérieure (comparer les figures 178 et 179, $N_1$ et $A_1$).

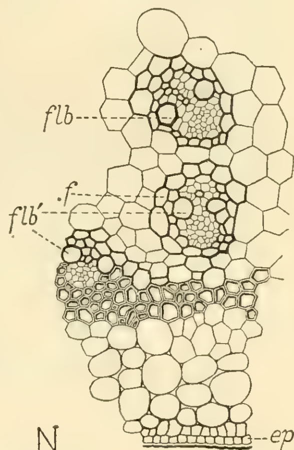


Fig. 180 (N). — Partie de la coupe transversale de la tige du *Cynodon Dactylon* : *flb*, *flb'*, faisceaux libéro-ligneux; *f*, gaine fibreuse ; *ep*, épiderme (gr. 150).

La structure interne du *limbe normal* est hétérogène comme on sait ($N_1$, fig. 178). En coupe transversale, les cellules épidermiques *ep* (en $N_2$, fig. 184) montrent des parois épaisses, complètement cutinisées, avec de petites saillies obtuses sur leur surface libre. Entre les faisceaux se remarquent, à la partie supérieure du limbe, quelques amas de cellules épidermiques *caep*, à cuticule très mince, beaucoup plus grandes que leurs voisines et ne renfermant que de l'eau. Ces cellules sont en contact avec d'autres,

situées plus profondément et de structure analogue, connues sous le nom de cellules aqueuses du paren-

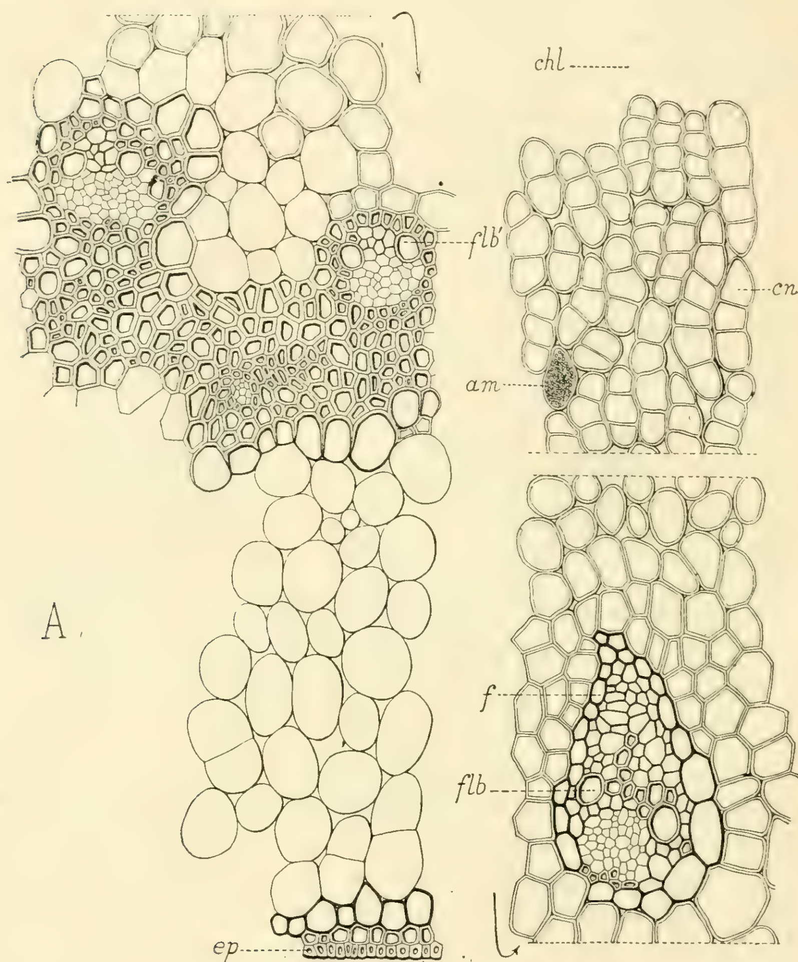



Fig. 181 (A). — Partie de la coupe transversale de la cécidie du *Cynodon Dactylon*, représentée par la figure 177 : *flb*, *flb'*, faisceaux vasculaires; *f*, gaine fibreuse; *ep*, épiderme; *cn*, couche nourricière; *am*, amidon; *chl*, chambre larvaire (gr. 150).

chyme *capr*. L'ensemble des deux sortes de cellules (cellules aqueuses épidermiques et cellules aqueuses du parenchyme) constitue des bandes parallèles aux nervures pouvant se

contracter lorsque la feuille se dessèche par suite de la sécheresse de l'air ou du sol. Il en résulte que la face supérieure est rétrécie et que le limbe s'enroule sur lui-même parallèlement aux nervures.

Le parenchyme chlorophyllien *cl* est disposé d'une façon symétrique par rapport aux faisceaux et forme sur les deux faces de la feuille des bandes longitudinales alternant avec les nervures. Les cellules de ce tissu sont allongées et empilées

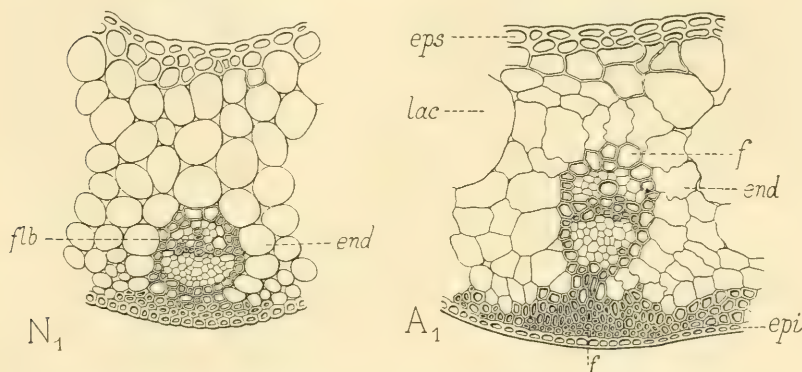



Fig. 182 ($N_1$). — Région médiane de la coupe transversale d'une gaine normale de *Cynodon* (gr. 150).

Fig. 183 ($A_1$). — Région médiane de la coupe transversale d'une gaine hypertrophiée (gr. 150).

*flb*, faisceau libéro-ligneux ; *f*, fibres ; *end*, endoderme ; *lac*, lacune ; *eps*, *epi*, épidermes.

régulièrement à la face supérieure du limbe. Elles enserrent une assise de grandes cellules claires endodermiques *end* et un faisceau libéro-ligneux qui présente la composition ordinaire des faisceaux des Monocotylédones.

La structure du *limbe anormal* est bien différente ($A_1$, fig. 179). Le faisceau de la nervure médiane possède des vaisseaux de bois *b* (en $A_2$, fig. 186) petits et comprimés. L'endoderme qui l'entoure est irrégulier et séparé de l'épiderme inférieur par un nombre restreint de fibres *f* à parois minces lignifiées. A la face supérieure du limbe anormal, les fibres lignifiées et les cellules épidermiques

cutinisées ont à peu près totalement disparu et on ne trouve de longs poils *po* à parois épaisses que de loin en loin.

Presque toutes les cellules qui constituent la région

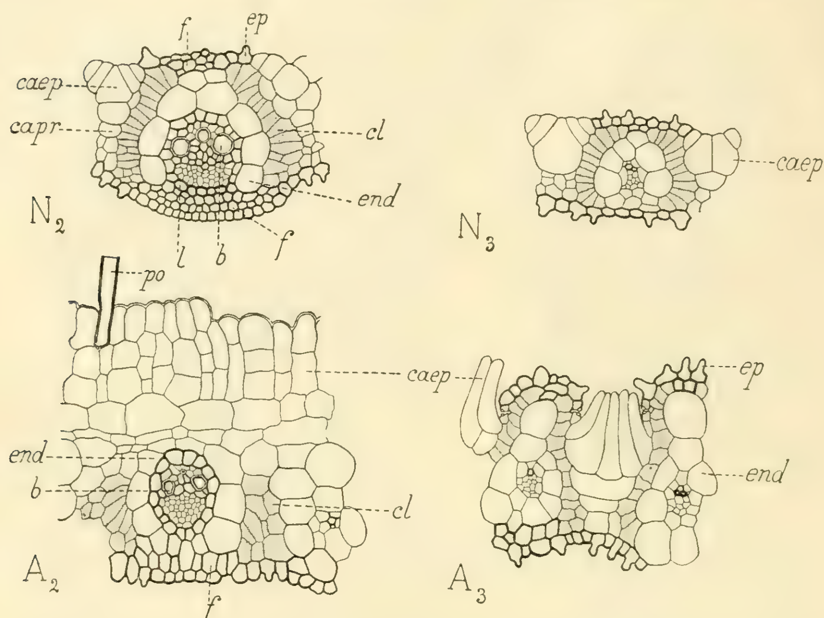



Fig. 184, 185 ($N_2$, $N_3$). — Nervure médiane et nervure latérale du limbe normal de *Cynodon* (gr. 150).

Fig. 186, 187 ($A_2$, $A_3$). — Région correspondante du limbe anormal (gr. 150).

*b*, *l*, faisceau libéro-ligneux; *end*, endoderme; *f*, fibres; *cl*, tissu chlorophyllien; *caep*, cellules aqueuses de l'épiderme; *capr*, cellules aqueuses du parenchyme; *ep*, épiderme; *po*, poil.

supérieure du limbe sont allongées dans une direction perpendiculaire à l'épiderme et cloisonnées une ou deux fois parallèlement à la surface libre. Elles proviennent de la multiplication des cellules épidermiques aqueuses. En effet, quand on suit ces dernières depuis le bord du limbe jusqu'aux environs de la nervure médiane, on les voit d'abord s'aplatir et s'allonger ($A_2$, fig. 187), puis peu à peu augmenter en nombre au fur et à mesure que les cellules

épidermiques cutinisées et les amas fibreux lignifiés diminuent. Enfin, elles prennent leur plus grand développement au niveau de la nervure médiane.

Le tissu chlorophyllien *cl* (fig. 186) est réduit et irrégulier dans le limbe parasité.

*En résumé*, sous l'influence du *Lonchæa lasiophthalma*, la partie terminale de la tige du *Cynodon Dactylon* présente les modifications suivantes :

1° *Le parasite est interne et situé dans l'axe de la tige, près du sommet ; il agit sur les entre-nœuds supérieurs qui restent courts et s'épaississent (faisceaux libéro-ligneux déformés ; tissu médullaire différencié en couche nourricière autour de la chambre larvaire) ;*

2° *Les feuilles agglomérées ont leur gaine raccourcie et élargie ; le limbe anormal est arrêté dans son développement en largeur, mais épaissi (tissu aqueux épidermique très abondant).*

## Résumé du Chapitre III, relatif aux cécidies caulinaires terminales produites par un parasite interne.

Les cécidies étudiées dans ce chapitre présentent toutes les caractères suivants :

1° Le parasite est interne et situé à l'extrémité de la tige, dans la moelle ;

2° L'action cécidogène qu'il engendre empêche l'accroissement des entre-nœuds supérieurs de la tige qui s'épaississent ; les faisceaux libéro-ligneux sont déformés et la lignification des tissus est retardée ;

3° Les feuilles terminales du rameau sont agglomérées et arrêtées dans leur développement ; leur gaine reste courte et s'élargit, leur limbe subit une forte réduction et leurs tissus deviennent plus homogènes.

La figure schématique 188 (L) représente la section longitudinale des cécidies appartenant au chapitre troisième.

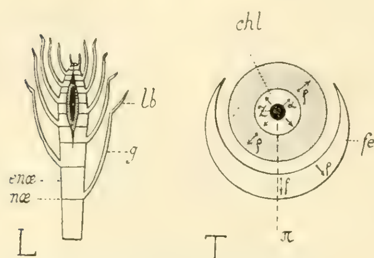



Fig. 188, 189 (L, T). — Schémas indiquant les relations qui existent entre la tige et le parasite *z*, lorsque celui-ci est situé dans la moelle : les entre-nœuds supérieurs *enœ* sont très raccourcis ; α, action cécidogène ; ρ, réaction végétale ; π, plan de symétrie ; *chl*, chambre larvaire ; *lb*, *g*, limbes et gaines des feuilles de la galle.

En T (fig. 189) est dessinée la section transversale des mêmes galles : la grande chambre larvaire *chl* occupe le centre de la tige. Comme l'hypertrophie s'est fait sentir avec la même intensité dans toutes les directions, la galle possède un axe de symétrie qui coïncide avec celui de l'organe attaqué. Les feuilles anormales *fe* sont aussi très hypertrophiées dans leur région médiane et considérablement élargies ; leur plan de symétrie s'en trouve accentué.

## RÉSUMÉ GÉNÉRAL DES RELATIONS QUI EXISTENT ENTRE LES TIGES, LES ACROCÉCIDIES CAULINAIRES ET LES PARASITES.

A part le mémoire de A. Weisse sur la disposition des tiges et les nombreuses notes isolées, le plus souvent descriptives, de divers auteurs, on ne possédait aucun travail anatomique d'ensemble sur ces curieuses déformations. Dans cette étude, j'ai examiné l'anatomie de quelques galles terminales, pour chacune desquelles je me suis efforcé de mettre en évidence les modifications qu'elle apporte à la morphologie externe et à la structure des tiges ; je les ai en même temps groupées en trois chapitres d'après la position du parasite et j'ai pu déduire les caractères généraux qu'elles offrent lorsqu'on les réunit ainsi.

Dans ces Conclusions, je mets surtout en évidence les relations qui existent entre le parasite et son hôte.

## *CONCLUSIONS*

### 1° Action cécidogène.

*Le parasite altère le point végétatif de la tige et engendre une action cécidogène qui se traduit dans les tissus environnants par des phénomènes d'hypertrophie et d'hyperplasie cellulaires.*

### 2° Modifications dans les entre-nœuds de la tige.

*L'action cécidogène réduit ou arrête en totalité la croissance en longueur de la tige. Les entre-nœuds supérieurs restent courts et, par suite de la réaction de la plante, augmentent leur*

*diamètre; ils subissent d'importantes modifications anatomiques (écorce et moelle plus développées en général, faisceaux libéroligneux nombreux, dissociés, irréguliers et désorientés) et un arrêt dans la différenciation de leurs tissus (formations secondaires internes peu abondantes, absence d'éléments péridermiques.*

### 3° Modification des feuilles supérieures de la tige.

*L'arrêt de croissance des entre-nœuds entraîne un ralentissement dans la croissance en longueur des feuilles qui en dépendent : celles-ci s'élargissent, s'épaississent et se couvrent de poils. Leur structure anatomique est, en général, très modifiée et montre surtout un grand arrêt dans la différenciation des tissus (diminution du tissu chlorophyllien, stomates irréguliers et disposés sans ordre; faisceaux plus nombreux, hypertrophiés, à bois primaire irrégulier et à formations secondaires peu abondantes).*

### 4° Forme de la cécidie; axe de symétrie.

*Les entre-nœuds ne s'allongent pas, les feuilles restent agglomérées et l'ensemble prend la forme d'une touffe, d'un artichaut ou d'un gros bourgeon, selon l'intensité plus ou moins grande de l'action cécidogène.*

*Cette action se fait sentir avec la même intensité dans toutes les directions autour du parasite; comme celui-ci est situé au voisinage du point végétatif, c'est-à-dire dans l'axe de la tige, il en résulte que les feuilles hypertrophiées forment par leur ensemble une masse gallaire conservant le même axe de symétrie.*

### 5° Disposition phyllotaxique des feuilles.

*La disposition des feuilles dans les acrocécidies caulinaires reste normale, c'est-à-dire conforme à la théorie phyllotaxique de Schwendener.*

### 6° Influence de la galle sur la ramification.

*La croissance terminale de la tige étant interrompue, de petits rameaux de remplacement peuvent se développer ; après le départ des parasites, la croissance de la partie supérieure de la tige reprend parfois et les entre-nœuds altérés s'allongent à nouveau.*

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Baldrati (J.).

1900. Appunti di cecidiologia.
Nuovo Giorn. bot. ital., Firenze, (2) t. VII, p. 5-95, pl. I-VI.

Daguillon (A.).

1898. Sur une diptérocécidie foliaire d'*Hypericum perforatum*.
Rev. gén. bot., Paris, t. X, p. 5-14, fig. 1-12.

1904. Sur une acrocécidie de *Veronica Chamædrys*.
Rev. gén. bot., Paris, t. XVI, p. 257-264, fig. 29-34.

Frank (A.-B.).

1896. Die Krankheiten der Pflanzen.
Breslau, zweite Auflage, t. III.

Hieronymus (G.).

1890. Beiträge zur Kenntniss der europäischen Zoocecidien und der Verbreitung derselben.
Breslau, Jahresber. Ges. vaterl. Cultur, p. 49-272.

Houard (C.).

1899. Étude anatomique de deux galles du Genévrier.
Trav. labo. zool. Wimereux, t. VII, p. 298-310, 6 fig., pl. XX.

1903. Recherches anatomiques sur les Galles de Tiges : Pleurocécidies.
Thèse doctorat, Paris, 279 p., 394 fig.

1904. Caractères morphologiques des Acrocécidies caulinaires.
Paris, C. R. Acad. sci., t. CXXXVIII, p. 102-104.

Lagerheim (G.).

1899. Beiträge zur Kenntniss der Zoocecidien des Wachholders (*Juniperus communis* L.).
Entom. Tidskr., Stockholm, t. XX, p. 113-126, 4 fig., pl. V.

Molliard (M.).

1897. Hypertrophie pathologique des cellules végétales.
Rev. gén. bot., Paris, t. IX, p. 33-44, pl. V-VI.

Weisse (A.).

1902. Ueber die Blattstellung an einigen Triebspitzen-Gallen.
Jahrb. wiss. Bot., Leipzig, t. XXXVII, p. 594-642, pl. XII, XIII A. XIII B.

# LETTRES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES

| | | | |
|---|---|---|---|
| *agi* | assise génératrice interne. | *lt* | cellule laticifère. |
| *al* | aile libérienne à gros noyaux. | *m* | moelle. |
| *am* | amidon. | *mb* | métaxylème. |
| *ar* | aile vasculaire de tissu aréolé. | *mt* | méat. |
| *b* | bois. | *n* | noyau. |
| *bs* | bois secondaire. | *nœ* | nœud. |
| *c* | cellule. | *ox* | macle d'oxalate de calcium. |
| *caep* | cellule aqueuse de l'épiderme. | *p* | péricycle. |
| *capr* | cellule aqueuse du parenchyme. | *pa* | tissu palissadique. |
| *chl* | chambre larvaire. | *pl* | pôle ligneux. |
| *cl* | cellule à chloroleucites. | *pm* | zone périmédullaire. |
| *cn* | couche nourricière. | *po* | poil. |
| *co* | collenchyme. | *pr* | parenchyme. |
| *cs* | canal sécréteur. | *rm* | rayon médullaire. |
| *ct* | cuticule. | *scl* | sclérenchyme. |
| *e* | endoderme partiel. | *st* | stomate. |
| *ec* | écorce. | *v* | vaisseau. |
| *end* | endoderme. | *z* | animal cécidogène, parasite. |
| *enœ* | entre-nœud. | | |
| *ep* | épiderme. | N | normal. |
| *epi* | épiderme inférieur. | A | anormal. |
| *eps* | épiderme supérieur. | E | vue extérieure. |
| *f* | fibre. | L | coupe longitudinale. |
| *fe* | feuille. | T | coupe transversale. |
| *fl* | fibre libérienne. | R | rameau. |
| *flb* | faisceau libéro-ligneux. | NS | épiderme normal supérieur. |
| *fp* | fibre péricyclique. | NI | épiderme normal inférieur. |
| *fpr* | fibre de parenchyme. | AS | épiderme anormal supérieur. |
| *g* | gaine. | AI | épiderme anormal inférieur. |
| *hyp* | hypoderme. | | |
| *l* | liber. | $\alpha$ | action cécidogène développée par le parasite. |
| *la* | tissu lacuneux. | | |
| *lac* | lacune. | $\rho$ | réaction due au végétal. |
| *lb* | limbe. | $\pi$ | plan de symétrie. |
| *ls* | liber secondaire. | | |

Toutes les figures d'anatomie ont été dessinées à la chambre claire, au grossissement 15 pour les schémas d'ensemble et au grossissement 150 pour les coupes détaillées.

# TABLE DES MATIÈRES

# TABLE

DES

# ANNALES DES SCIENCES NATURELLES

## Huitième série (1895-1904)

## PARTIE BOTANIQUE

---

# TABLE ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES

---

B

C

## D

## E

F

G

## H

I



J

K



L

## M

N

O

P

Q



R

## S

T

U

V



W

FIN DE LA TABLE ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES.

# TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS

FIN DE LA TABLE DE LA HUITIÈME SÉRIE.

# TABLE DES ARTICLES

CONTENUS DANS CE VOLUME



# TABLE DES MATIÈRES

PAR NOMS D'AUTEURS

# TABLE DES FIGURES

DANS LE TEXTE CONTENUES DANS CE VOLUME



Corbeil. — Imprimerie Ed. Crété.

# TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER



# TABLE DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER



5974-99 — Corbeil. Imprimerie Éd. Crété.

